

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES MATHÉMATIQUES

Formation de motifs dans les modèles biologiques

PLANCHON, Gwendoline

Award date:
2014

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



UNIVERSITE DE NAMUR

Faculté des Sciences

FORMATION DE MOTIFS DANS LES MODELES BIOLOGIQUES

**Mémoire présenté pour l'obtention
du grade académique de master en Sciences mathématiques à finalité approfondie**

Gwendoline PLANCHON

Juin 2014



UNIVERSITE DE NAMUR

Faculté des Sciences

FORMATION DE MOTIFS DANS LES MODELES BIOLOGIQUES

**Mémoire présenté pour l'obtention
du grade académique de master en Sciences mathématiques à finalité approfondie**

Gwendoline PLANCHON

Promoteur : Timoteo CARLETTI

Juin 2014

Résumé / Abstract

Résumé

De nombreux motifs sont présents dans la nature et ont poussé les chercheurs à vouloir modéliser la pigmentation. Les modèles utilisés dans ce travail considèrent des systèmes d'équations différentielles partielles incluant le processus de réaction-diffusion-advection. Certaines conditions permettant la formation de motifs ont été données par Alan Turing en 1952 et s'appellent depuis lors les *instabilités de Turing*. Nous étudions dans ce mémoire les dynamiques de réaction-diffusion-advection dans des domaines continus puis dans des réseaux (diffusion dans des réseaux en dimension d selon d directions indépendantes et diffusion dans les multiplex) et nous déterminons les conditions à imposer sur l'ensemble des paramètres pour avoir affaire à des instabilités de Turing. Nous mettons en évidence le rôle important de la discrétisation du domaine dans le développement ou non de motifs spatialement hétérogènes. Nous avons également déterminé l'ensemble des points de bifurcation donnant trois types différents de motifs (rayures, rectangles et hexagones) pour un modèle donné. Enfin, nous montrons que le couplage des niveaux d'un multiplex permet d'engendrer des instabilités de Turing qui ne sont pourtant permises sur aucune des couches prises séparément.

Mots clés : Instabilités de Turing, formation de motifs, chimiotactisme, multiplex, systèmes de réaction-diffusion-advection.

Abstract

Many different patterns can be observed in nature. That is why researchers are interested in modelling the pigmentation process. Mathematical models described in the thesis consider a partial differential equation system including the reaction-diffusion-advection process. Some conditions allowing pattern formation have been introduced by Alan Turing in 1952. Since then, those conditions are called *Turing instabilities*. In this master thesis, we study the reaction-diffusion-advection dynamics in continuum cases and in networks (diffusion in d -dimensions networks in d independent directions and diffusion in multiplex) and we find the region of parameters involving Turing instabilities. We highlight the importance of the domain discretization's role in the development (or otherwise) of spatially heterogeneous patterns. We also determined the set of bifurcation parameters which can produce three different types of patterns (stripes, rectangles and hexagons) for a given model. Finally, we prove that the coupling of multiplex levels allows the generation of Turing instabilities which are not permitted on either of the separated layers without a link between them.

Key words : Turing instabilities, pattern formation, chemotaxis, multiplex, reaction-diffusion-advection systems.

J'adresse mes remerciements aux personnes qui m'ont aidées dans la réalisation de ce mémoire.

Tout d'abord, je tiens à remercier sincèrement M. Carletti, professeur à l'université de Namur. En tant que promoteur de mon mémoire, il m'a consacré beaucoup de temps, d'aide et m'a donné des avis critiques sur le travail effectué. Il m'a aidé à trouver les références scientifiques nécessaires au démarrage de ce mémoire. Cela m'a permis par la suite d'avancer dans mes recherches grâce à une compréhension plus aisée du sujet.

Je voudrais ensuite remercier le professeur Duccio Fanelli qui m'a suivie tout au long de mon stage de recherche à l'Università degli Studi di Firenze en Italie. Il m'a fourni des outils méthodologiques indispensables pour avancer dans mes recherches, a toujours été disponible et m'a poussée à aller toujours plus loin dans mes réflexions.

Je tiens également à remercier M. Fuzfa, professeur à l'université de Namur, pour m'avoir consacré du temps. Il m'a conseillée sur les méthodes d'implémentation numériques et m'a fourni la documentation adéquate.

J'adresse des remerciements à Daniel Maria Busiello et à Malbor Asllani pour tous les échanges d'idées que nous avons eu durant mon stage à Florence et pour avoir partagé avec moi leur goût pour la recherche.

Je voudrais également remercier les professeurs du Département de Mathématique pour m'avoir suivie durant mes 5 ans d'étude et qui ont partagé avec moi leurs passions. Je remercie aussi toutes les autres personnes qui contribué au bon déroulement et à la bonne organisation de mes études.

Je remercie enfin mes parents pour leur soutien et pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apporté en acceptant de relire ce mémoire. Je remercie également Joseph Challenger, Florie Depuiset, Robin Fayt et Florent Cottier pour leur relecture, ainsi que Claudia Cianci pour m'avoir permis de m'intégrer au mieux lors de mon stage à Florence.

Gwendoline Planchon

Table des matières

Résumé / Abstract	5
Introduction	11
1 Modèle mathématique pour la formation de motifs dans un domaine continu dûs à la pigmentation	15
1.1 Système de réaction-diffusion	17
1.2 Modélisation de la pigmentation	18
1.3 Une étude préliminaire : équilibres et leur stabilité	22
1.3.1 Stabilité du système homogène	22
1.3.2 Stabilité du système spatial	25
1.3.3 Étude de la stabilité dans un domaine infini	32
1.3.4 Conclusion	33
1.4 Sélection de mode instable	33
1.5 Conditions de formation et de croissance ou de décroissance d'un motif : instabilités de Turing	34
2 Formation spatiale de motifs produits par la pigmentation dans un domaine continu	37
2.1 Modélisation	37
2.2 Étude de la stabilité du modèle	39
2.3 Étude des points de dégénérescence pour l'ensemble de solutions constantes	42
2.3.1 Conditions pour obtenir des rayures ou des motifs rectangulaires	45
2.3.2 Conditions de formation de motifs hexagonaux	46
2.3.3 Application	48
3 Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un domaine continu	51
3.1 Modélisation	52
3.2 Analyse de la stabilité linéaire	52
3.2.1 Analyse des modes admissibles quand les espèces diffusent dans les deux directions indépendantes	54
3.2.2 Analyse des modes admissibles lorsque chaque espèce diffuse dans une direction indépendante de l'autre	58
3.3 Conclusion	61
4 Dynamiques de diffusion de deux espèces dans les réseaux	63
4.1 Lexique et définitions propres à la théorie des graphes	64
4.1.1 Graphes dirigés et graphes non-dirigés	64
4.1.2 Nœuds adjacents et voisinage	64
4.1.3 Matrice d'adjacence	65
4.1.4 Degré et degré moyen	65

4.1.5	Matrice laplacienne	65
4.1.6	Plus court chemin moyen	66
4.1.7	Coefficient de clustering	66
4.2	Méthode de Watts-Strogatz	67
4.3	Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau	69
4.3.1	Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau	69
4.3.2	Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau de dimension d avec symétrie	76
4.3.3	Conclusion	95
5	Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau de type multiplex	97
5.1	Modèle de réaction-diffusion de deux espèces dans un multiplex composé de Ω couches	98
5.1.1	Hypothèses du modèle	98
5.1.2	Modélisation	99
5.2	Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un multiplex composé de deux couches	100
5.2.1	Modèle	100
5.2.2	Analyse des instabilités de Turing	100
5.2.3	Analyse perturbatrice du spectre de la relation de dispersion	102
5.2.4	Exemple	104
5.3	Conclusion	109
	Conclusions et perspectives	111
	Bibliographie	113
	Glossaire	115
	Table des figures	120
A	Modèle d'interaction de Mimura-Murray	123
B	Développements analytiques du cas 3 de la sous-section 3.2.1 du chapitre 3	125
C	Partie numérique	131
C.1	Codes relatifs au chapitre 2 : Formation spatiale de motifs produits par la pigmentation dans un domaine continu	131
C.1.1	Approximation des laplaciens et des gradients en tenant compte des conditions de bord de flux nul de Neumann	132
C.1.2	Validation	134
C.2	Code relatifs au chapitre 3 : Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un domaine continu	135
C.3	Codes relatifs au chapitre 4 : Dynamiques de diffusion de deux espèces dans les réseaux	135
C.4	Codes relatifs au chapitre 5 : Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau de type multiplex	137

Introduction

Tout le monde a déjà pu observer que certains animaux possèdent des rayures, des taches ou d'autres types de motifs. Mais comment émergent-ils ? Comment se forment-ils ? Pourquoi le tigre a-t-il des rayures et la coccinelle des pois ? Ce sont toutes des questions que les chercheurs se sont posées en biologie. Ils ont donc essayé de modéliser la pigmentation sur le tégument des êtres vivants. Bien des modèles ont été proposés et les principaux se basent sur le processus de réaction-diffusion. À titre d'information, il existe une autre façon de produire la couleur dans le monde du vivant. Elle est due à la diffraction des rayons lumineux sur la surface du tégument. Dans les modèles de réaction-diffusion-advection, les chercheurs supposent qu'il existe des produits chimiques qui réagissent localement, diffusent et produisent des motifs spatialement hétérogènes quand certaines conditions sont respectées. Ces conditions sont appelées les conditions d'instabilité de Turing. Nous allons les déterminer dans différentes configurations de modèles. Ces instabilités portent le nom du mathématicien, cryptologue et informaticien britannique Alan Turing. En 1952, il a proposé un modèle mathématique pour la pigmentation dans l'article intitulé *The chemical basis of morphogenesis* (Philosophical Transactions of the Royal Society of London 237, pp. 37-72) [28]. Les structures spatiales formées par le mécanisme physico-chimique très simple qu'il a suggéré s'appellent depuis lors des « structures de Turing ». Le mécanisme pigmentaire tient compte des réactions locales et de la diffusion moléculaire, soit du processus de réaction-diffusion. La diffusion tend à réduire les différences de concentration en tout point du domaine considéré. Mais le fait de coupler ce phénomène avec des réactions entre des produits chimiques peut conduire au développement de motifs. En effet, celles-ci activent leur propre production et les produits chimiques inhibiteurs réduisent la production des activateurs. Si la différence entre les coefficients de diffusion est suffisamment grande, des motifs peuvent se développer. Ce modèle a fortement été utilisé pour expliquer les structures naturellement présentes dans la nature. Par la suite, d'autres modèles ont été proposés. Les recherches sur le sujet se poursuivent d'ailleurs toujours à l'heure actuelle.

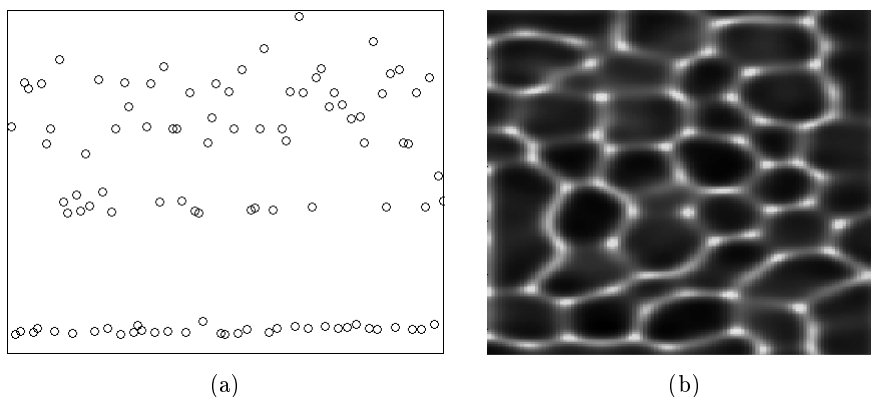


FIGURE 1 – Exemples de structures de Turing (a) dans un réseau et (b) dans un domaine continu.

Le premier modèle pigmentaire que nous étudions dans le chapitre 1 de ce travail est le modèle proposé par James D. Murray dans son livre intitulé *Mathematical Biology* [21] en 1998, également développé dans l'article *Pattern formation in a generalized chemotactic model* (Bulletin of Mathematical Biology 60, 1-21) écrit par Maini, Myerscough, Painter, Winter et Murray [19], sur lequel nous nous basons principalement. Dans ce chapitre, nous nous concentrons surtout sur l'étude des conditions permettant à des motifs de se former et d'évoluer au cours du temps.

Nous étudions dans le chapitre 2 un modèle de réaction-diffusion pour la pigmentation un peu différent de celui du chapitre 1. Dans celui-ci, certains choix de paramètres permettent la formation de motifs hexagonaux. Pour cela, nous nous basons sur l'article *Spatial pattern formation in a chemotaxis-diffusion-growth model* (Physica D 241 1629-1639) écrit en 2012 par les chercheurs Kuto, Osak, Sakurai et Tsujikawa [13]. Le but principal est de vérifier que les conditions qu'ils établissent dans l'article permettent bien la formation de motifs hexagonaux. Nous testons cela numériquement à l'aide du logiciel *Matlab*.

Le chapitre 3 présente une partie nouvelle dans l'étude des instabilités de Turing. Celle-ci fera l'objet d'une publication. Nous y étudions un modèle où deux objets génériques diffusent selon d directions indépendantes dans un domaine continu de dimension d . Nous étudions le cas non restrictif où $d = 2$ et montrons que certaines conditions imposées sur les paramètres diffusionnels ne permettront jamais le développement de motifs. Ce phénomène est dû à la continuité du domaine.

Si les trois premiers chapitres étaient consacrés à l'étude des instabilités de Turing dans des domaines continus, nous considérons les dynamiques de diffusion dans les réseaux (cas discret) dans les deux derniers chapitres (4 et 5). Dans le chapitre 4, nous étudions le modèle de réaction-diffusion discret associé au modèle continu du chapitre 3, où les objets génériques diffusent selon d directions indépendantes. Nous généralisons la théorie sur les dynamiques de diffusion dans les réseaux aléatoires, de l'article *Turing pattern in network-organized activator-inhibitor systems* (Nature Physics, 6, 544) écrit par Nakao et Mikhailov en 2010 [24] à des réseaux quelconques. Nous l'appliquons ensuite à des réseaux créés par la méthode de Watts-Strogatz. Par après, nous analysons un cas particulier de la généralisation de l'article où les espèces diffusent selon deux directions indépendantes avec symétrie. L'étude permet de conclure que la discrétisation est très importante dans l'établissement des conditions permettant de développer des instabilités de Turing. Pour les mêmes coefficients de diffusion et pour des modèles similaires, des motifs peuvent apparaître dans le réseau discret alors qu'ils sont invisibles dans le cas continu associé. Ces résultats seront réunis avec ceux du chapitre 3 dans une publication scientifique.

Le dernier chapitre de ce travail est dédié à l'étude des instabilités de Turing dans les réseaux de type multiplex. Ceux-ci sont en fait constitués de plusieurs niveaux contenant chacun un réseau de nœuds ayant certaines propriétés. Ces niveaux peuvent être couplés. Nous y montrons que, sous certaines conditions, le couplage des couches permet d'engendrer les instabilités de Turing même si elles ne sont pas présentes sur les réseaux des couches isolées. Nous nous aidons pour cela d'une analyse perturbatrice du spectre de la jacobienne déterminant la stabilité du système. Ceci est un second résultat nouveau qui sera soumis pour une publication dans un second article.

Ce mémoire en finalité approfondie a été réalisé en partie à l'Université de Namur au Département de Mathématique avec le professeur Timoteo Carletti et en partie à l'*Università degli Studi di Firenze* (Italie) au Département de Physique et d'Astronomie dans le cadre d'un stage. Celui-ci a duré trois mois et s'est déroulé en collaboration avec le professeur Duccio Fanelli ainsi qu'une équipe de chercheurs. Nous travaillions sur des sujets similaires, chacun ayant sa propre thématique et son propre

modèle d'étude. Le travail réalisé à Florence, inclus dans les chapitre 3 à 5, a permis de mettre l'accent sur de nouveaux concepts et résultats. Ceux-ci seront publiés dans des revues scientifiques internationales.

Les titres provisoires de ces publications sont les suivants :

- [P1] *Turing patterns in anisotropic domains* (dont les auteurs sont Cartelli T., Fanelli D., Maria Busiello D. et Planchon G.) ;
- [P2] *Turing patterns in multiplex* (dont les auteurs sont Asllani M., Fanelli D., Maria Busiello D. et Planchon G.)

À la fin de ce travail se trouve un glossaire où sont expliqués plusieurs concepts biologiques. Ceux-ci sont écrits en *italique* lors de leur première apparition dans le texte. Le fonctionnement des codes permettant de reproduire les figures propres à chaque chapitre se trouve dans l'annexe C. Les codes quant à eux ne se trouvent pas en annexe. Cependant, ils peuvent être fournis suite à l'envoi d'une demande par mail à planchon_gwendoline@hotmail.fr. Une partie de ceux-ci a bénéficié des ressources de la plate-forme technologique en calcul intensif (PTCI) de l'Université de Namur (Unamur), Belgique, financées grâce au soutien du F.R.S.-FNRS (conventions No. 2.4617.07 et 2.5020.11) et de l'Unamur.

Chapitre 1

Modèle mathématique pour la formation de motifs dans un domaine continu dûs à la pigmentation

Il existe une théorie particulière en biologie qui traite de la formation des motifs dans la nature. Pourquoi le zèbre est-il rayé de noir et de blanc ? Pourquoi le léopard a-t-il des taches ? En fait, les pigmentations qui apparaissent sur le corps des animaux sont produites par les cellules *chromatophores* qui se trouvent dans les *téguments* de leur peau. Les cellules chromatophores sont créées durant le développement embryonnaire. Elles ont la capacité de migrer sur de longues distances et peuvent ainsi constituer de nombreux organes du corps, la peau, les yeux *etc*, leur donner leur pigmentation et former des motifs comme des taches ou des rayures par exemple. Ce sont également ces chromatophores qui peuvent provoquer de brusques modifications de couleurs des téguments, lorsque leur taille varie. Cela se produit lors du camouflage (pour le caméléon par exemple), lors des variations d'humeur, de température, durant les pics de stress ou encore quand la nature de l'environnement change.

Il existe différents types de chromatophores contenant différents pigments regroupés en sous-classes selon la couleur qu'ils possèdent quand ils sont éclairés par de la lumière blanche :

- Xanthophores (pigments jaunes) ;
- Erythrophores (pigments rouges) ;
- Iridophores (pigments réfléchissants / iridescents) ;
- Leucophores (pigments blancs) ;
- Mélanophores (pigments noirs ou bruns) ;
- Cyanophores (pigments bleus).

Les cellules qui produisent la pigmentation sont également capables de se diviser durant une certaine période. Elles perdent cette capacité plus tard. Il faut savoir que la différenciation et la migration des cellules sont les deux processus basiques permettant de générer des motifs pigmentés sur les téguments. En biologie, les chercheurs ne savent pas encore exactement quand et comment les *chromatoblastes* (cellules *multipotentes* prédécesseurs des chromatophores) se différencient pour obtenir les différents types de chromatophores. Mais ils savent, par exemple, que dans l'embryon de poisson zèbre, trois jours après la fécondation, chacun des types de chromatophores retrouvés chez l'adulte (mélanophores, xanthophores et iridophores) est déjà présent.



(a)



(b)

FIGURE 1.1 – (a) Zèbre dont le tégument est rayé de noir et de blanc (figure provenant de [29]).
(b) Léopard dont le tégument est formé de taches (figure provenant de [29]).

La curiosité des scientifiques les a poussés à modéliser sous forme d'équations le phénomène biologique de la pigmentation. Les modèles mathématiques principaux qui ont été développés pour expliquer cela sont les modèles de réaction-diffusion (par Alan Turing en 1952, par James D. Murray en 1977, par Hans Meinhardt en 1982). Ceux-ci font l'hypothèse de l'existence de produits chimiques, appelés *morphogènes*, qui réagissent, diffusent et, sous certaines conditions, génèrent des motifs spatialement hétérogènes. De tels modèles produisent des motifs qui ont été observés sur certains animaux (des serpents par exemple). C'est pourquoi ils ont été fortement développés et utilisés. Par contre, l'existence ou non de morphogènes reste une source de conflit parmi les scientifiques.

De nombreux chercheurs se sont attardés sur la formation des motifs en biologie. Différents modèles ont été étudiés, différentes approches ont été prises en compte. Par exemple, dans les années 1950, le mathématicien et physicien Von Neumann [31] a étudié le modèle des *automates cellulaires*. Un automate cellulaire est un système dynamique en temps et espace discret. A chaque étape de temps, l'état des variables qui le constituent est mis à jour, simultanément, en fonction des états des cellules voisines. Le problème de ce modèle est que, même s'il peut produire des motifs, il dépend fortement des conditions initiales données aux variables et des règles imposées aux automates cellulaires, ce qui rend difficile de relier la biologie à celles-ci.

Ensuite, en 1986, le mathématicien américain Bart Ermentrout [7] a proposé un type de modèle différent pour les motifs sur les coquillages, basé sur la stimulation des cellules par le système nerveux. Même si ce modèle n'est pas approprié dans notre recherche, vu qu'il se concentre surtout sur le système nerveux d'un individu bien précis, il reste tout de même intéressant.

Par après, en 1989, Georges Oster (professeur de biologie cellulaire et développementale) et James D. Murray (professeur de mathématiques appliquées) [23] ont proposé un modèle, pour la formation des motifs, qui prend en compte le mouvement des cellules et le *chimiotactisme*. Le chimiotactisme est un concept dont nous parlerons beaucoup lors de ce travail, ce qui nécessite donc quelques explications. D'après le dictionnaire Larousse [10], c'est *l'effet d'attraction ou de répulsion exercé par certaines substances sur une cellule vivante capable de nager ou de ramper pour se rapprocher ou s'éloigner du point d'où diffuse cette substance [...]* L'effet d'attraction a lieu par exemple pour que la cellule puisse trouver de la nourriture. Dans ce cas, elle se dirige vers sa concentration la plus élevée. L'effet de répulsion permet, quant à lui, à la cellule d'éviter des agents nuisibles. Les recherches sur le sujet disent d'ailleurs que, lors de la formation des métastases cancéreuses, les mécanismes qui permettent le chimiotactisme

chez les animaux peuvent être supprimés. La substance qui provoque le mouvement chimiotactique d'une cellule vers sa concentration la plus élevée est appelée le *chimioattractant*.

Le modèle que nous développons dans ce chapitre a été proposé par les chercheurs Maini, Myerscough, Winter et Murray [19]. Il prend en compte le mouvement des cellules, le mécanisme chimiotactique ainsi que le fait que les chromatoblastes produisent et répondent au chimioattractant. C'est un modèle de réaction-diffusion (dont les rappels se trouvent dans la section 1.1). Nous le présentons dans la section 1.2 et nous l'analysons afin de déduire la stabilité des éventuels points d'équilibre dans la section 1.3. Dans les deux dernières sections (1.4 et 1.5), nous donnons les conditions permettant de former des motifs sur le tégument des êtres vivants, ainsi que les conditions permettant de les faire grandir. Lors de cette étude, nous faisons une brève comparaison entre l'étude d'un modèle de pigmentation sur un domaine fini et sur un domaine infini. Nous rappelons qu'un glossaire permet d'aider à la lecture et se trouve à la page 115 du travail. Les mots s'y trouvant apparaissent en *italique* lors de leur première apparition.

1.1 Système de réaction-diffusion

Avant de nous lancer dans la modélisation de la pigmentation, rappelons brièvement ce qu'est un système de réaction-diffusion. En fait, les systèmes de réaction-diffusion sont des modèles mathématiques qui impliquent des concentrations d'une ou plusieurs substances. Celles-ci sont transformées localement au moyen de réactions chimiques et sont transportées dans l'espace par le processus de diffusion. Ces systèmes de réaction-diffusion ne sont pas uniquement utilisés en chimie et en biologie, ils peuvent l'être aussi en physique, en géologie ou encore en écologie.

Mathématiquement, la description se fait sous forme d'un système d'équations aux dérivées partielles qui s'écrit, de manière générale,

$$\frac{\partial d}{\partial t} = D\nabla^2 d + R(d) \quad \forall x \in C \subset \mathbb{R}^n, \forall t > 0 \quad (1.1)$$

Dans l'expression (1.1), C est un domaine fini de \mathbb{R}^n sur lequel est faite l'étude, D représente une matrice diagonale contenant les coefficients de diffusion, ∇^2 est l'opérateur différentiel décrivant la diffusion dans le domaine, R est l'ensemble des réactions qui se produisent localement et $d = d(x, t)$ est le vecteur représentant la concentration d'une substance et dont chacune des composantes dépend de l'espace x et du temps t (avec $x \in C \subset \mathbb{R}^n$ et $t > 0$).

Au système (1.1), il faut associer le vecteur de conditions initiales $d(x, 0) = d_0(x)$ pour les concentrations initiales de la substance au point x du domaine C considéré et au temps $t = 0$.

Enfin, pour que le système (1.1) soit bien défini, il faut lui donner des conditions aux bords du domaine d'étude C :

$$m \cdot \nabla d = d_{\text{bord}} \quad \forall x \in \partial C, \forall t > 0$$

où m est la normale unitaire à la frontière ∂C . Ces conditions aux bords sont appelées les conditions de Neumann, mais d'autres peuvent être données (par exemple, les conditions de Dirichlet, de Fourier...)

Le premier terme de l'expression (1.1) décrit donc la diffusion et le second décrit les changements qui peuvent survenir aux cellules (naissance, mort, réactions chimiques ...) et pas uniquement la diffusion des concentrations sur le tégument des animaux. Celui-ci peut se présenter de différentes manières :

- $R(q) = 0$: Quand le facteur de réaction chimique s'annule, l'équation qui en résulte modélise une simple diffusion. Celle-ci est d'ailleurs appelée équation de la chaleur et a été introduite initialement pour décrire la conduction thermique (transmission de la chaleur).
- $R(q) = q(1 - q)$: Dans ce cas, nous obtenons l'équation de Fisher [12] qui avait été utilisée à la base pour décrire l'évolution de populations d'individus biologiques. C'est cette équation même que nous allons adapter dans notre modélisation afin d'avoir une croissance de type logistique.
- $R(q) = q(1 - q^2)$: Quand $R(q)$ prend cette forme, nous obtenons l'équation de Newell-Whitehead-Segel [12], qui permet de décrire le phénomène de convection de Rayleigh-Bénard. La convection, opposée à la diffusion de la matière, est un moyen de transférer de la matière dans un milieu au moyen d'un fluide.
- $R(q) = q(1 - q)(q - a)$ avec $0 < a < 1$: Ici nous obtenons l'équation de Zeldovich [12] qui est généralement utilisée dans la théorie de la combustion.

Ces systèmes de réaction-diffusion sont construits à partir d'une loi de conservation. En effet, par hypothèse, le nombre de molécules constituant la (les) substance(s) doit rester identique au cours du temps. Celles-ci interagissent entre elles de par les réactions internes mais diffusent également, sans qu'il n'y ait perte ou ajout de molécules.

Maintenant que nous avons rappelé le concept de réaction-diffusion, nous pouvons passer à la modélisation pour le sujet qui nous occupe.

1.2 Modélisation de la pigmentation

Le modèle mathématique proposé par les chercheurs Maini, Myerscough, Winter et Murray [16] pour la formation de motifs sur le tégument des êtres vivants prend en compte la mobilité des cellules, le chimiotactisme et le fait que les chromatoblastes produisent et répondent au chimioattractant. Il inclut 2 variables dépendantes, soient la densité cellulaire $n(x, t)$ et la concentration chimiotactique $c(x, t)$. Ces variables dépendent des coordonnées spatiale et temporelle, x et t respectivement (avec $x \in C \subset \mathbb{R}^n$ et $t > 0$, où C est un domaine fini). Le système est constitué de deux équations aux dérivées partielles non linéaires qui décrivent le mouvement des cellules ainsi que la production, la diffusion et la dégradation du chimioattractant qui est, rappelons-le, la substance qui provoque le mouvement chimiotactique d'une cellule vers les endroits où sa concentration est la plus élevée.

Tout d'abord, voici l'équation générale de la densité cellulaire n :

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla J_n + R(n) \quad \forall x \in C \subset \mathbb{R}^n, \forall t > 0. \quad (1.2)$$

où J_n est le flux cellulaire, c'est-à-dire le nombre de cellules traversant une unité de surface par unité de temps (**diffusion**) et $R(n)$ est la croissance cellulaire, le taux mitotique (**réaction**).

Posons D_n le coefficient de diffusion, α le coefficient chimiotactique (mesure de la puissance de l'effet chimiotactique), et supposons que le terme de flux se décompose en deux autres termes :

$$\begin{aligned} J_{\text{diffusion}} &= -D_n \nabla n \\ J_{\text{chimiotactique}} &= \alpha n \nabla c \end{aligned}$$

Le premier terme concerne la diffusion des cellules avec un coefficient D_n . Le seconde concerne la diffusion du chimioattractant avec un coefficient chimiotactique α dans le domaine C .

Nous ferons l'hypothèse que la production nette de cellules $R(n)$ prend la forme suivante :

$$R(n) = rn(N - n) \quad \forall x \in C \subset \mathbb{R}^n, \forall t > 0$$

Cela nous permet d'avoir une croissance de type logistique, où rN est le taux de croissance linéaire mitotique, avec r et N deux constantes non négatives. En fait, N mesure le nombre asymptotique maximal de cellules.

En rassemblant toutes ces expressions, l'équation de la densité cellulaire, $\forall x \in C \subset \mathbb{R}^n$ et $\forall t > 0$, devient

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \underbrace{D_n \nabla^2 n}_{\text{Diffusion}} - \underbrace{\alpha \nabla(n \nabla c)}_{\text{Chimiotactique}} + \underbrace{rn(N - n)}_{\text{Mitose}} \quad (1.3)$$

Ensuite, supposons que les cellules sécrètent leur propre chimioattractant, suivant le modèle Michaelis-Menten, qui se diffuse avec un coefficient de diffusion D_c et se dégrade selon la première loi de la cinétique. Voici l'équation de la concentration chimiotactique c ($\forall x \in C \subset \mathbb{R}^n$ et $\forall t > 0$) :

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \underbrace{D_c \nabla^2 c}_{\text{Diffusion}} + \underbrace{\frac{Sn}{(\beta + n)}}_{\text{Production}} - \underbrace{\gamma c}_{\text{Dégradation}} \quad (1.4)$$

où S , β et γ sont des constantes positives. S mesure le taux de sécrétion maximale en produits chimiques par les cellules, β est la constante de Michaelis associée à la production de chimioattractant et γ mesure la vitesse à laquelle le chimioattractant se dégrade naturellement.

Nous allons associer aux équations (1.3) et (1.4) les conditions initiales

$$c(x, 0) = c_0(x) \quad (1.5)$$

$$n(x, 0) = n_0(x) \quad (1.6)$$

où $c_0(x)$ et $n_0(x)$ sont respectivement la concentration chimiotactique et la densité cellulaire initiales (au temps $t = 0$) au point x du domaine C considéré.

Pour terminer, comme notre but est de modéliser la formation de motifs sur le tégument des êtres vivants, nous allons proposer des conditions limites de flux nulles, dites de Neumann. D'un point de vue biologique, cela signifie que ni les cellules, ni les produits chimiques ne peuvent entrer dans le domaine C ou le quitter. Il n'y a pas d'entrée externe et nous pouvons ainsi nous intéresser à l'auto-organisation des motifs. Elles s'expriment comme

$$m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 \quad \forall x \in \partial C, \forall t > 0 \quad (1.7)$$

où m est la normale unitaire à la frontière ∂C .

Le modèle mathématique considéré, sans dimension, est formé par les équations (1.3) et (1.4), avec les conditions frontières (1.7) et les conditions initiales (1.5). Cependant, ce modèle contient beaucoup de paramètres. Donc, avant de l'étudier plus en profondeur, réduisons leur nombre en introduisant les variables et paramètres adimensionnalisés proposés dans [23] :

$$x^* = \left(\frac{\gamma}{D_c s} \right)^{\frac{1}{2}} x \quad (1.8)$$

$$t^* = \frac{\gamma t}{s} \quad (1.9)$$

$$n^* = \frac{n}{\beta} \quad (1.10)$$

$$c^* = \frac{\gamma c}{S} \quad (1.11)$$

$$N^* = \frac{N}{\beta} \quad (1.12)$$

$$D^* = \frac{D_n}{D_c} \quad (1.13)$$

$$\alpha^* = \frac{\alpha S}{\gamma D_c} \quad (1.14)$$

$$r^* = \frac{r\beta}{\gamma} \quad (1.15)$$

Dans ces nouvelles définitions de paramètres, nous avons introduit le facteur d'échelle sans dimension s . Nous allons considérer que $s = 1$ est l'unité du domaine. Il suffira donc d'augmenter la valeur de s pour réaliser notre étude sur un plus grand domaine.

Nous allons remplacer les paramètres initiaux par les nouveaux paramètres (1.8)-(1.15) dans les équations de notre modèle (1.3), (1.4) et (1.7). Mais tout d'abord, pour plus de clarté, ré-exprimons les expressions des dérivées temporelles de la concentration chimiotactique n et de la densité cellulaire c :

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} &= \frac{\partial n}{\partial t^*} \frac{\partial t^*}{\partial t} = \frac{\partial n}{\partial t^*} \frac{\gamma}{s} = \beta \frac{\gamma}{s} \frac{\partial n^*}{\partial t^*} \\ \frac{\partial c}{\partial t} &= \frac{\partial c}{\partial t^*} \frac{\partial t^*}{\partial t} = \frac{\partial c}{\partial t^*} \frac{\gamma}{s} = \frac{S}{s} \frac{\partial c^*}{\partial t^*} \end{aligned}$$

Ensuite, ré-écrivons les gradients de n et de c en fonction des nouveaux paramètres :

$$\begin{aligned} \nabla n &= \frac{\partial n}{\partial x} = \frac{\partial n}{\partial x^*} \frac{\partial x^*}{\partial x} = \left(\frac{\gamma}{D_c s} \right)^{\frac{1}{2}} \beta \nabla n^* \\ \nabla c &= \frac{\partial c}{\partial x} = \frac{\partial c}{\partial x^*} \frac{\partial x^*}{\partial x} = \left(\frac{\gamma}{D_c s} \right)^{\frac{1}{2}} \frac{S}{\gamma} \nabla c^* \end{aligned}$$

Notons que, pour être correct, il faudrait noter les "nouveaux" gradients ∇^* pour montrer qu'ils sont exprimés dans les nouvelles variables. Mais pour ne pas alourdir les notations, nous conserverons la notation ∇ tout en gardant à l'esprit que ce gradient dépend des variables introduites.

Maintenant, ré-exprimons les laplaciens de n et de c en fonction des nouveaux paramètres :

$$\begin{aligned}
\nabla^2 n &= \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} \\
&= \frac{\partial}{\partial x^*} \left(\frac{\partial n}{\partial x} \right) \frac{\partial x^*}{\partial x} \\
&= \frac{\partial}{\partial x^*} \left(\left(\frac{\gamma}{D_{cs}} \right)^{\frac{1}{2}} \beta \nabla n^* \right) \left(\frac{\gamma}{D_{cs}} \right)^{\frac{1}{2}} \\
&= \frac{\gamma \beta}{D_{cs}} \frac{\partial^2 n^*}{\partial x^2} \\
&= \frac{\gamma \beta}{D_{cs}} \nabla^2 n^* \\
\nabla^2 c &= \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \\
&= \frac{\partial}{\partial x^*} \left(\frac{\partial c}{\partial x} \right) \frac{\partial x^*}{\partial x} \\
&= \frac{\partial}{\partial x^*} \left(\left(\frac{\gamma}{D_{cs}} \right)^{\frac{1}{2}} \frac{S}{\gamma} \nabla c^* \right) \left(\frac{\gamma}{D_{cs}} \right)^{\frac{1}{2}} \\
&= \frac{\gamma}{D_{cs}} \frac{S}{\gamma} \frac{\partial^2 c^*}{\partial x^2} \\
&= \frac{S}{D_{cs}} \nabla^2 c^*
\end{aligned}$$

Pour terminer, il nous reste un terme à ré-exprimer dans les nouveaux paramètres, le terme $\nabla(n\nabla c)$:

$$\begin{aligned}
\nabla(n\nabla c) &= \nabla n \nabla c + n \nabla^2 c \\
&= \left(\frac{\gamma}{D_{cs}} \right)^{\frac{1}{2}} \beta \nabla n^* \left(\frac{\gamma}{D_{cs}} \right)^{\frac{1}{2}} \frac{S}{\gamma} \nabla c^* + \beta n^* \frac{S}{D_{cs}} \nabla^2 c^* \\
&= \frac{S}{D_{cs}} \beta \left(\nabla n^* \nabla c^* + n^* \nabla^2 c^* \right) \\
&= \frac{S}{D_{cs}} \beta \nabla(n^* \nabla c^*)
\end{aligned}$$

A présent, remplaçons toutes ces valeurs dans les équations (1.3), (1.4) et (1.7) :

Équation de la densité cellulaire :

$$\begin{aligned}
\frac{\partial n}{\partial t} = D_n \nabla^2 n - \alpha \nabla(n\nabla c) + rn(N - n) &\Leftrightarrow \beta \frac{\gamma}{s} \frac{\partial n^*}{\partial t^*} = D_n \frac{\gamma \beta}{D_{cs}} \nabla^2 n^* - \alpha \frac{S}{D_{cs}} \beta \nabla(n^* \nabla c^*) \\
&\quad + \frac{\gamma}{\beta} r^* \beta n^* (\beta N^* - \beta n^*) \\
&\Leftrightarrow \frac{\partial n^*}{\partial t^*} = D \nabla^2 n^* - \alpha \nabla(n^* \nabla c^*) + sr^* n^* (N^* - n^*)
\end{aligned}$$

Équation de la concentration chimiotactique :

$$\begin{aligned}
\frac{\partial c}{\partial t} = D_c \nabla^2 c + \frac{Sn}{(\beta + n)} - \gamma c &\Leftrightarrow \frac{S}{s} \frac{\partial c^*}{\partial t^*} = D_c \frac{S}{D_c s} \nabla^2 c^* + \frac{S\beta n^*}{\beta + \beta n^*} - \gamma \frac{S}{\gamma} c^* \\
&\Leftrightarrow \frac{\partial c^*}{\partial t^*} = \nabla^2 c^* + \frac{sn^*}{1 + n^*} - sc^* \\
&\Leftrightarrow \frac{\partial c^*}{\partial t^*} = \nabla^2 c^* + s \left(\frac{n^*}{1 + n^*} - c^* \right)
\end{aligned}$$

Conditions frontière :

$$\begin{aligned}
m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 &\Leftrightarrow \begin{cases} m \cdot \left(\frac{\gamma}{D_c s} \right)^{\frac{1}{2}} \frac{S}{\gamma} \nabla c^* = 0 \\ m \cdot \left(\frac{\gamma}{D_c s} \right)^{\frac{1}{2}} \beta \nabla n^* = 0 \end{cases} \\
&\Leftrightarrow \begin{cases} m \cdot \nabla c^* = 0 \\ m \cdot \nabla n^* = 0 \end{cases}
\end{aligned}$$

où nous rappelons que m est la normale unitaire à la frontière du domaine considéré, et que les constantes D_c , γ , S et s sont non nulles.

Le système final, où nous avons omis les astérisques pour simplifier les notations et où ∂C est à présent la frontière du domaine mis à l'échelle, est le suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t} = D \nabla^2 n - \alpha \nabla(n \nabla c) + s r n(N - n) & \forall x \in C, \forall t > 0 \\ \frac{\partial c}{\partial t} = \nabla^2 c + s \left(\frac{n}{1 + n} - c \right) & \forall x \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 & \forall x \in \partial C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (1.16)$$

Dans la suite de ce chapitre, nous allons considérer que le domaine C est rectangulaire, de longueurs L_x et L_y , et nous allons donc utiliser les coordonnées cartésiennes (x, y) . Donc, nous avons $0 \leq x \leq L_x$ et $0 \leq y \leq L_y$.

1.3 Une étude préliminaire : équilibres et leur stabilité

Dans cette section, nous allons étudier la stabilité du système et voir de quelle manière il évolue lorsqu'il est soumis à de petites perturbations. Cette étude va se dérouler en deux temps. Nous allons commencer par étudier la stabilité du système homogène (sans la diffusion, dépendant du temps mais pas de l'espace) formant alors un système d'équations aux dérivées partielles ordinaires (EDO) et ensuite étudier la stabilité du système non-homogène qui tient compte de la diffusion.

1.3.1 Stabilité du système homogène

Dans cette section, nous allons étudier l'existence de solutions d'équilibre et ensuite leur stabilité quand le système (1.16) n'est pas soumis à la diffusion. Le système homogène est

$$\left\{ \begin{array}{ll} \frac{\partial n}{\partial t} = srn(N - n) & \forall x \in C, \forall t > 0 \\ \frac{\partial c}{\partial t} = s \left(\frac{n}{1+n} - c \right) & \forall x \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 & \forall x \in \partial C, \forall t > 0 \end{array} \right.$$

Les équilibres du système homogène sont trouvés en posant les dérivées temporelles à 0, c'est-à-dire en résolvant le système (1.17)

$$\left\{ \begin{array}{ll} f(n, c) = srn(N - n) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ g(n, c) = s \left(\frac{n}{1+n} - c \right) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{array} \right. \quad (1.17)$$

où f et g sont des fonctions de n et c continues, définies dans les réels et vérifiant le système (1.17) même.

Les étapes qui suivent sont assez standard : nous allons commencer par rechercher les points d'équilibre, puis linéariser le système en ces points et enfin rechercher les valeurs propres de la jacobienne du système linéarisé pour en déduire la stabilité.

Recherche des points d'équilibre

Calculons les points d'équilibre du système, que nous noterons (\hat{n}, \hat{c}) , en résolvant le système

$$\left\{ \begin{array}{ll} f(\hat{n}, \hat{c}) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ g(\hat{n}, \hat{c}) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla \hat{c} = m \cdot \nabla \hat{n} = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{array} \right. \quad (1.18)$$

Dans la première équation de (1.18), les valeurs de \hat{n} qui annulent $f(\hat{n}, \hat{c})$ sont $\hat{n} = 0$ et $\hat{n} = N$. Si nous remplaçons ces valeurs dans la seconde équation du système, nous obtenons respectivement $\hat{c} = 0$ et $\hat{c} = \frac{N}{N+1}$. Les équilibres recherchés sont alors $(\hat{n}, \hat{c}) = (0, 0)$ et $(\hat{n}, \hat{c}) = (N, \frac{N}{N+1})$.

Stabilité du système homogène

Afin d'étudier la stabilité des deux équilibres trouvés, nous calculons la jacobienne associée au système homogène. Nous la noterons $J \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$. Nous l'évaluerons aux deux points d'équilibre trouvés et nous en calculerons les valeurs propres afin d'en déduire la stabilité.

La matrice de stabilité est donnée, par définition, par

$$J(n, c) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f(n, c)}{\partial n} & \frac{\partial f(n, c)}{\partial c} \\ \frac{\partial g(n, c)}{\partial n} & \frac{\partial g(n, c)}{\partial c} \end{pmatrix}$$

Dans notre cas, cette matrice est

$$J(n, c) = \begin{pmatrix} srN - 2nsr & 0 \\ s \frac{1}{(1+n)^2} & -s \end{pmatrix}$$

Évaluons alors cette matrice aux équilibres trouvés et calculons-en les valeurs propres.

1. Équilibre $(\hat{n}, \hat{c}) = (0, 0)$:

La matrice de stabilité évaluée au point d'équilibre $(0, 0)$ est la suivante :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} srN & 0 \\ s & -s \end{pmatrix}$$

Comme la matrice $J(0, 0)$ est une matrice triangulaire inférieure, nous pouvons directement en donner ses valeurs propres :

$$\begin{cases} \lambda_1 = srN > 0 \\ \lambda_2 = -s < 0 \end{cases}$$

où les paramètres s , r et N sont tous non négatifs.

Étant donné que les valeurs propres réelles sont de signes opposés, nous avons affaire à un équilibre instable (un nœud instable). Notons que cet équilibre trivial où la concentration chimiotactique et où la densité cellulaire sont nulles n'est pas très intéressant.

2. Équilibre $(\hat{n}, \hat{c}) = \left(N, \frac{N}{N+1}\right)$:

La matrice de stabilité évaluée au point d'équilibre $\left(N, \frac{N}{N+1}\right)$ est la suivante :

$$J\left(N, \frac{N}{N+1}\right) = \begin{pmatrix} -srN & 0 \\ s \frac{1}{(1+N)^2} & -s \end{pmatrix}$$

Comme la matrice $J\left(N, \frac{N}{N+1}\right)$ est une matrice triangulaire inférieure, nous pouvons directement en donner ses valeurs propres :

$$\begin{cases} \lambda_1 = -srN < 0 \\ \lambda_2 = -s < 0 \end{cases}$$

où les paramètres s , r et N sont tous non négatifs.

Étant donné que les deux valeurs propres réelles sont négatives, nous sommes donc en présence d'un équilibre stable (nœud stable).

En conclusion, en absence de diffusion, l'équilibre trivial est instable tandis que l'équilibre non-trivial est stable. Ce qui veut dire que le système converge vers l'équilibre homogène $(\hat{n}, \hat{c}) = \left(N, \frac{N}{N+1}\right)$ pour les conditions initiales génériques.

1.3.2 Stabilité du système spatial

Dans cette section, nous allons étudier la stabilité spatiale du système complet, où l'on tient compte de la diffusion, formé par le système d'équations (1.16).

Recherche des points d'équilibre

Pour calculer les points d'équilibre du système complet (1.16), il faut trouver les points (\hat{n}, \hat{c}) qui annulent les dérivées temporelles, c'est-à-dire les couples (\hat{n}, \hat{c}) qui vérifient

$$\left\{ \begin{array}{ll} D\nabla^2 \hat{n} - \alpha \nabla(\hat{n} \nabla \hat{c}) + sr\hat{n}(N - \hat{n}) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ \nabla^2 \hat{c} + s \left(\frac{\hat{n}}{1 + \hat{n}} - \hat{c} \right) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla \hat{c} = m \cdot \nabla \hat{n} = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{array} \right. \quad (1.19)$$

Nous pouvons voir que l'équilibre trivial $(\hat{n}, \hat{c}) = (0, 0)$ est un point d'équilibre du système. Cherchons à présent le(s) équilibre(s) non trivial(-aux). De par sa définition, un point d'équilibre spatial est un point qui ne bouge pas dans l'espace, c'est-à-dire que sa dérivée par rapport à l'espace est nulle. Dans ce cas, le système (1.19) est plus facile à résoudre car il suffit de trouver le(s) couple(s) (\hat{n}, \hat{c}) vérifiant

$$\left\{ \begin{array}{ll} sr\hat{n}(N - \hat{n}) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ s \left(\frac{\hat{n}}{1 + \hat{n}} - \hat{c} \right) = 0 & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla \hat{c} = m \cdot \nabla \hat{n} = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{array} \right. \quad (1.20)$$

Nous obtenons les mêmes équilibres que dans l'étude précédente vu que nous avons affaire au même système. L'équilibre non-trivial est $(\hat{n}, \hat{c}) = \left(N, \frac{N}{N+1}\right)$. La troisième équation de (1.20) sera toujours vérifiée vu que l'équilibre ne bouge pas dans l'espace.

En conclusion, il existe deux équilibres spatialement homogènes du système comprenant la diffusion. Étudions maintenant leur stabilité pour savoir comment évolue le système lorsqu'on tient compte de la diffusion.

Stabilité spatiale des points d'équilibre

Dans cette partie, nous allons étudier la stabilité des points d'équilibre du système dépendant de l'espace. Commençons par étudier l'équilibre trivial, nous étudierons l'équilibre non-trivial dans un deuxième temps.

1. Équilibre trivial $(\hat{n}, \hat{c}) = (0, 0)$:

Comme le système spatial n'est pas linéaire, nous allons le linéariser autour du point d'équilibre $(\hat{n}, \hat{c}) = (0, 0)$ et établir comment il évolue lorsqu'il est soumis à de petites perturbations. Nous

allons pour cela utiliser un développement en série de Fourier qui est la méthode proposée dans [21]. Posons le changement de variables suivant :

$$\begin{cases} n = 0 + u \\ c = 0 + v \end{cases}$$

où $|u| \ll 1$ et $|v| \ll 1$. Notons que ces « petites perturbations » sont des fonctions qui dépendent du temps t et des positions (x, y) .

Substituons ces valeurs de n et c dans le système (1.16) et ne conservons que les termes linéaires :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u + rNs u & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \nabla^2 v - s v & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla u = m \cdot \nabla v = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (1.21)$$

Afin d'écrire le système (1.21) sous forme matricielle, posons $z = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$. Dans ce cas, le système devient, $\forall (x, y) \in C$ et $\forall t > 0$,

$$\frac{\partial z}{\partial t} = \begin{pmatrix} rNs & 0 \\ 0 & -s \end{pmatrix} z + \begin{pmatrix} D & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \nabla^2 z \quad (1.22)$$

$$= Gz + E \nabla^2 z \quad (1.23)$$

où $G = \begin{pmatrix} rNs & 0 \\ 0 & -s \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$

$E = \begin{pmatrix} D & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$

Les conditions frontières associées deviennent

$$m \cdot \nabla z = 0 \quad \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \quad (1.24)$$

Pour résoudre le système (1.22) associé aux conditions frontière (1.24), définissons $Z = Z(x, y)$ comme étant la solution spatiale, indépendante du temps, du problème aux valeurs propres défini par

$$\begin{cases} \nabla^2 Z + k^2 Z = 0 & \forall (x, y) \in C \\ m \cdot \nabla Z = 0 & \forall (x, y) \in \partial C \end{cases} \quad (1.25)$$

où $\vec{k} = (k_x, k_y)$ est appelé vecteur d'onde de magnitude $k = \sqrt{k_x^2 + k_y^2}$ et $-k^2$ est valeur propre de l'opérateur ∇^2 défini sur l'espace fonctionnel des dérivées. Nous cherchons à calculer le spectre

de cet opérateur déterminant une matrice.

Rappelons que, comme $(x, y) \in C$, nous avons $0 \leq x \leq L_x$ et $0 \leq y \leq L_y$. La solution Z sera alors de la forme $Z \propto \cos\left(\frac{p\pi x}{L_x}\right) \cos\left(\frac{l\pi y}{L_y}\right)$ (avec $l, p \in \mathbb{N}$) et satisfera les conditions de flux nulles en $x = 0$, $x = L_x$, $y = 0$ et $y = L_y$. Le vecteur d'onde \vec{k} s'exprime comme $\vec{k} = \left(\frac{p\pi}{L_x}, \frac{l\pi}{L_y}\right)$, où le couple (p, l) ($p, l \in \mathbb{N}$) est appelé mode. Notons que, comme nous travaillons dans un domaine C fini, l'ensemble des nombres d'onde possibles est fini également ($p, l \in \mathbb{N}$).

Pour résoudre le système linéaire (1.22), proposons une solution $z(x, y, t)$ sous la forme d'une combinaison linéaire de fonctions propres avec des coefficients dépendant du temps, soit $Z_{\vec{k}} = Z_{\vec{k}}(x, y)$, où chaque $Z_{\vec{k}}$ correspondant au vecteur d'onde $\vec{k} = \left(\frac{p\pi}{L_x}, \frac{l\pi}{L_y}\right)$ et satisfait bien évidemment les conditions de flux nulles :

$$z(x, y, t) = \sum_{\vec{k}} c_{\vec{k}} e^{\lambda t} Z_{\vec{k}}(x, y) \quad \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \quad (1.26)$$

$$= \sum_{p, l \in \mathbb{N}} c_{p, l} e^{\lambda t} \cos\left(\frac{p\pi x}{L_x}\right) \cos\left(\frac{l\pi y}{L_y}\right) \quad \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \quad (1.27)$$

où les constantes $c_{p, l}$ sont déterminées par une expansion de Fourier en terme de $Z_{p, l}(x, y)$ et où λ est la valeur propre qui détermine la croissance temporelle, appelée relation de dispersion. Nous verrons par la suite qu'il existe un lien entre λ , p et l .

En substituant (1.27) dans (1.22), nous obtenons l'égalité suivante

$$\begin{aligned} \sum_{p, l \in \mathbb{N}} \lambda e^{\lambda t} c_{p, l} Z_{p, l} &= G \sum_{p, l \in \mathbb{N}} c_{p, l} e^{\lambda t} Z_{p, l} + E \sum_{p, l \in \mathbb{N}} c_{p, l} e^{\lambda t} \nabla^2 Z_{p, l} \\ &= G \sum_{p, l \in \mathbb{N}} c_{p, l} e^{\lambda t} Z_{p, l} - E \sum_{p, l \in \mathbb{N}} k^2 c_{p, l} e^{\lambda t} Z_{p, l} \\ \Leftrightarrow \sum_{p, l \in \mathbb{N}} \lambda Z_{p, l} &= \sum_{p, l \in \mathbb{N}} G Z_{p, l} - \sum_{p, l \in \mathbb{N}} k^2 E Z_{p, l} \\ &= \sum_{p, l \in \mathbb{N}} (G - k^2 E) Z_{p, l} \end{aligned}$$

où nous avons d'abord utilisé l'expression (1.25) et ensuite éliminé les termes non-nuls $c_{p, l}$ et $e^{\lambda t}$.

Comme l'ensemble des fonctions $Z_{p, l}$ forme une base orthonormale, nous pouvons nous projeter sur un mode donné (p, l) de l'espace propre associé. De cette manière, nous avons que

$$\lambda Z_{p, l} = (G - k^2 E) Z_{p, l}$$

Étant donné que nous nous intéressons aux solutions non-triviales pour $Z_{p, l}$, nous allons déterminer λ grâce au polynôme caractéristique. Pour cela, résolvons

$$\begin{aligned}
\det(\lambda I - (G - k^2 E)) = 0 &\Leftrightarrow \det(\lambda I - G + k^2 E) = 0 \\
&\Leftrightarrow \begin{vmatrix} \lambda - D + k^2 srN & 0 \\ 0 & \lambda - 1 - s \end{vmatrix} = 0
\end{aligned}$$

Les valeurs propres λ_1 et λ_2 associées sont

$$\begin{cases} \lambda_1 &= D - k^2 srN \\ \lambda_2 &= 1 + s \end{cases}$$

où les paramètres D , s , r et N sont tous strictement positifs.

La valeur propre réelle λ_1 peut être positive, négative ou nulle selon le signe de $D - k^2 srN$. Cependant, la valeur propre réelle λ_2 sera toujours strictement positive par hypothèse. Donc, dans tous les cas, l'équilibre spatial trivial sera instable lorsque le système est soumis à de petites perturbations.

2. Équilibre non-trivial $(\hat{n}, \hat{c}) = \left(N, \frac{N}{N+1}\right)$:

Pour évaluer la stabilité de l'équilibre non-trivial, nous allons utiliser la même méthode que pour l'équilibre précédent. Tout d'abord, linéarisons le système autour du point d'équilibre $(\hat{n}, \hat{c}) = (N, \frac{N}{N+1})$. Posons le changement de variables suivant :

$$\begin{cases} n = N + u \\ c = \frac{N}{N+1} + v \end{cases}$$

où $|u|$ et $|v|$ sont très petits. Notons que ces « petites perturbations » sont des fonctions qui dépendent du temps t et des positions (x, y) .

En substituant ces valeurs de n et c dans le système (1.16) et en ne conservant que les termes linéaires, nous avons

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u - \alpha N \nabla^2 v - r N s u & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \nabla^2 v + s \left(\frac{u}{(1+N)^2} - v \right) & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla u = m \cdot \nabla v = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (1.28)$$

Si on pose $z = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$, le système matriciel linéaire associé au système (1.28) est, $\forall (x, y) \in C$ et $\forall t > 0$,

$$\frac{\partial z}{\partial t} = \begin{pmatrix} -rNs & 0 \\ s\frac{1}{(1+N)^2} & -s \end{pmatrix} z + \begin{pmatrix} D & -\alpha N \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \nabla^2 z \quad (1.29)$$

$$= Gz + E\nabla^2 z \quad (1.30)$$

$$\begin{aligned} \text{où } G &= \begin{pmatrix} -rNs & 0 \\ s\frac{1}{(1+N)^2} & -s \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2} \\ E &= \begin{pmatrix} D & -\alpha N \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2} \end{aligned}$$

Les conditions frontières associées deviennent

$$m \cdot \nabla z = 0 \quad \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \quad (1.31)$$

Pour résoudre le système (1.29) associé aux conditions frontière (1.31), nous allons définir $Z = Z(x, y)$ comme étant la solution spatiale, indépendante du temps, du problème aux valeurs propres (1.25). Ensuite, comme pour l'étude de l'équilibre trivial, nous allons proposer une solution $z(x, y, t)$ sous la forme d'une combinaison linéaire de fonctions propres $Z_{\vec{k}} = Z_{\vec{k}}(x, y)$, où chaque $Z_{\vec{k}}$ correspondant au vecteur d'onde $\vec{k} = (\frac{p\pi}{L_x}, \frac{l\pi}{L_y})$ et satisfait bien évidemment les conditions de flux nulles :

$$z(x, y, t) = \sum_{p, l \in \mathbb{N}} c_{p,l} e^{\lambda t} \cos\left(\frac{p\pi x}{L_x}\right) \cos\left(\frac{l\pi y}{L_y}\right) \quad \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \quad (1.32)$$

où les constantes $c_{p,l}$ sont déterminées par une expansion de Fourier en terme de $Z_{p,l}(x, y)$ et où λ est la valeur propre qui détermine la croissance temporelle, appelée relation de dispersion. Nous verrons par la suite que nous pouvons établir un lien entre λ , p et l .

En substituant (1.32) dans (1.29) et sachant que les fonctions propres $Z_{p,l}$ forment une base orthogonale, nous pouvons nous projeter dans l'espace propre correspondant au mode (p, l) ($p, l \in \mathbb{N}$) et obtenir la relation aux valeurs propres suivante

$$\lambda Z_{p,l} = (G - k^2 E) Z_{p,l}$$

Étant donné que nous nous intéressons aux solutions non-triviales pour $Z_{p,l}$, nous allons déterminer λ grâce au polynôme caractéristique. Pour cela, résolvons

$$\det(\lambda I - (G - k^2 E)) = 0 \Leftrightarrow \det(\lambda I - G + k^2 E) = 0$$

$$\Leftrightarrow \begin{vmatrix} \lambda + rNs + k^2 D & -k^2 \alpha N \\ -s\frac{1}{(1+N)^2} & \lambda + s + k^2 \end{vmatrix} = 0$$

Après avoir développé le déterminant et réordonné tous les termes, nous obtenons l'expression suivante :

$$\lambda^2 + \lambda(k^2(D+1) + s + rNs) + \left(Dk^4 + (rNs + Ds - \frac{sD\alpha}{(1+N)^2})k^2 + rNs^2 \right) = 0 \quad (1.33)$$

L'équilibre $(N, \frac{N}{N+1})$ est **stable** s'il est soumis à de petites perturbations spatiales si les deux racines $\lambda(k^2)$, soient $\lambda_1(k^2)$ et $\lambda_2(k^2)$, solutions du polynôme caractéristique (1.33) sont à partie réelle strictement négative. Dans l'étude de la stabilité du cas homogène, c'est-à-dire en l'absence de toute variation spatiale, nous avons déjà obtenu des conditions pour que l'équilibre soit stable : $Re(\lambda_i(k^2|_{k=0})) < 0$ ($i = 1, 2$). Dans ce cas, la perturbation du vecteur d'onde va diminuer avec le temps et on va tendre vers la solution homogène, ce qui ne nous intéresse pas du tout car nous n'aurons aucun motif, mais une distribution uniforme de la densité cellulaire n et de la concentration chimiotactique c . Dès lors, nous allons étudier les conditions pour nous éloigner de l'équilibre homogène.

L'équilibre $(N, \frac{N}{N+1})$ est **instable** si $Re(\lambda_i(k^2)) > 0$ ($i = 1, 2$) pour certaines valeurs de \vec{k} non-nulles. Dans ce cas, la perturbation va grandir en correspondance des nombres d'onde k^2 qui satisfont la condition ci-dessus. Nous pouvons donner la réécriture de k^2 suivante

$$k^2 = \vec{k} \cdot \vec{k} = \pi^2 \left(\frac{p^2}{L_x^2} + \frac{l^2}{L_y^2} \right) \quad (1.34)$$

Remarque :

Comme nous avons un système en deux dimensions, nous pouvons établir le signe de $Re(\lambda_i(k^2))$ en étudiant les signes de la trace et du déterminant de la matrice de stabilité. Si le déterminant est strictement positif et que la trace est strictement négative, nous aurons $Re(\lambda_i(k^2)) < 0$. Si au moins une des deux conditions n'est pas remplie, nous aurons $Re(\lambda_i(k^2)) \geq 0$ et le système sera instable. Ce résultat sera souvent utilisé dans la suite du travail.

Nous aurons $Re(\lambda_i(k^2|_{k \neq 0})) > 0$ ($i = 1, 2$) si le coefficient en λ dans l'expression du polynôme caractéristique (1.33) est négatif ou si le terme indépendant est strictement négatif pour certains k^2 non nuls. En y regardant de plus près, nous observons que le coefficient en $\lambda(k^2)$ est strictement positif car il est composé de paramètres non-négatifs. La seule façon d'avoir $Re(\lambda_i(k^2|_{k \neq 0})) > 0$ ($i = 1, 2$) est alors que le terme indépendant de λ du polynôme caractéristique soit négatif pour certaines valeurs de k^2 non nulles :

$$Dk^4 + \left(rNs + Ds - \frac{sD\alpha}{(1+N)^2} \right) k^2 + rNs^2 < 0 \quad (1.35)$$

C'est-à-dire pour les k^2 vérifiant

$$k_1^2 < k^2 < k_2^2 \quad (1.36)$$

où k_1^2 et k_2^2 sont les racines de (1.35) et sont données par

$$k_1^2 = \frac{-rNs - Ds + \frac{sD\alpha}{(1+N)^2} - \sqrt{\Delta}}{2D} \quad (1.37)$$

$$k_2^2 = \frac{-rNs - Ds + \frac{sD\alpha}{(1+N)^2} + \sqrt{\Delta}}{2D} \quad (1.38)$$

où Δ est le discriminant de l'expression (1.35) :

$$\Delta = \left(rNs + Ds - \frac{sD\alpha}{(1+N)^2} \right)^2 - 4DrNs^2$$

Remarquons que l'ensemble des nombres d'onde admissibles est fini.

Ci-dessous se trouve une représentation graphique (à la figure 1.2) de l'étude que nous venons d'effectuer sur la stabilité de l'équilibre $(N, \frac{N}{1+N})$:

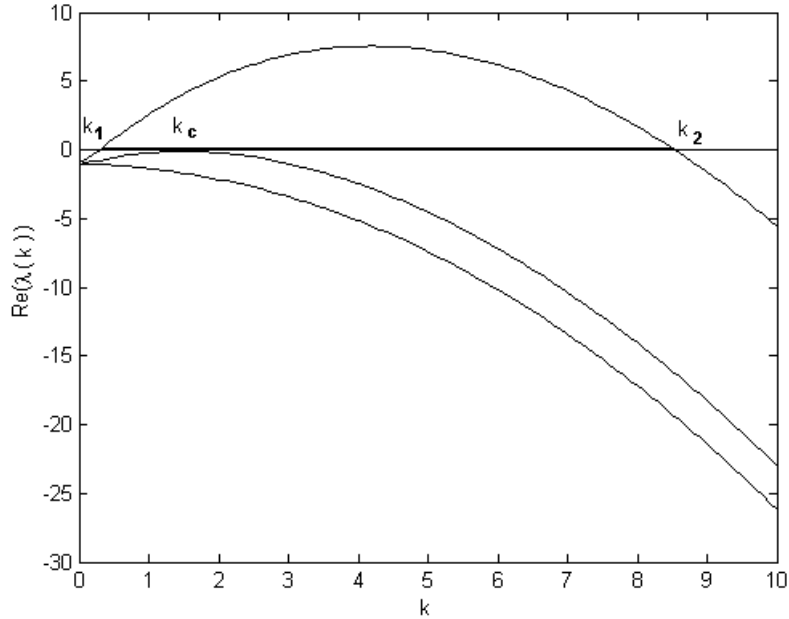


FIGURE 1.2 – Stabilité de l'équilibre $(N, \frac{N}{N+1})$ en fonction des valeurs de $Re(\lambda(k))$ et de k .

Les différentes courbes représentées sont celles des solutions $Re(\lambda(k))$ du polynôme caractéristique (1.33) évaluées pour les paramètres $D = 0.25$, $s = 1$, $r = 1.52$, $N = 1$ fixés pour chaque courbe, seul α varie. Toutes les valeurs de k permettant d'avoir au moins un mode instable sont strictement comprises entre k_1 et k_2 . Le nombre d'onde $k_{critique} = 1.59$ ($\equiv k_c$) dénote de la valeur critique permettant d'avoir un mode (p, l) stable ou instable. Notons que dans la région où $Re(\lambda(k|_{k \neq 0})) > 0$, il y a un vecteur d'onde maximum, notons-le k_{max}^2 , qui permet d'obtenir le plus grand facteur de croissance.

1.3.3 Étude de la stabilité dans un domaine infini

Les vecteurs d'onde \vec{k} permettant d'obtenir des modes instables (p, l) , avec p et $l \in \mathbb{N}$, et les vecteurs de longueur d'onde correspondants $\vec{\omega} = \frac{1}{\vec{k}}$ forment un ensemble fini par la condition (1.36). Ils dépendent en partie des conditions frontières imposées sur le domaine fini. Dans les applications biologiques, lors du développement d'un embryon, et donc des motifs qui le composent, sa taille est assez grande si on la compare aux motifs en formation, de telle sorte que les conditions frontières ne puissent pas jouer un rôle important dans l'isolation des modes. Donc, pour plus de facilité et dans un but pratique, les frontières seront considérées infinies.

Nous allons décrire comment trouver les modes instables dans le cas d'un domaine infini. Pour cela, repartons du système linéarisé (1.29) tel que $\forall x \in \mathbb{R}^2$ et $\forall t > 0$,

$$\frac{\partial z}{\partial t} = Gz + E\nabla^2 z$$

$$\begin{aligned} \text{où } G &= \begin{pmatrix} -rNs & 0 \\ s\frac{1}{(1+N)^2} & -s \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2} \\ E &= \begin{pmatrix} D & -\alpha N \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2} \end{aligned}$$

et proposons une solution sous la forme d'une onde plane

$$z(x, y, t) = e^{\lambda t + i \vec{k} \cdot \vec{x}} \quad (1.39)$$

où \vec{k} est le vecteur d'onde défini dans la section précédente, tel que $\vec{k} \cdot \vec{k} = k^2$, λ est la relation de dispersion et $\vec{x} = (x, y)$ est le vecteur position.

Substituons cette solution dans l'expression du système linéarisé (1.29) :

$$\begin{aligned} \lambda I e^{\lambda t + i \vec{k} \cdot \vec{x}} &= C e^{\lambda t + i \vec{k} \cdot \vec{x}} - k^2 E e^{\lambda t + i \vec{k} \cdot \vec{x}} \\ \Leftrightarrow \lambda I &= C - k^2 E \\ \Leftrightarrow \lambda I - C + k^2 E &= 0 \end{aligned}$$

où on a simplifié les termes en $e^{\lambda t + i \vec{k} \cdot \vec{x}}$ et où I est la matrice identité de dimension correspondante, $I \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$.

Pour avoir des solutions non-triviales, nous devons imposer la condition suivante

$$\det(\lambda I - G + k^2 E) = 0$$

En développant cette expression pour la relation de dispersion λ , nous retombons sur le polynôme caractéristique (1.33) obtenu dans l'étude pour un domaine fini. Dans ce cas, les modes (p, l) , avec p et $l \in \mathbb{N}$, tels que k^2 satisfait $Re(\lambda_i(k^2)) > 0$ ($i = 1, 2$), sont toujours donnés par $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ (où k_1^2 et k_2^2 viennent respectivement des expressions (1.37) et (1.38)).

La grande différence entre le cas fini et le cas infini est que, dans le cas infini, on obtient toujours des modes admissibles si $0 < k_1^2 < k_2^2$ vu qu'on ne se restreint pas à un ensemble fini de valeurs possibles

pour k^2 . En fait, travailler avec des domaines finis impose des restrictions importantes sur les motifs admissibles. Cependant, comme nous le montrerons plus en détail dans le chapitre 3, même s'il est toujours possible d'avoir des modes admissibles dans un domaine infini, les motifs sur le tégument ne seront pas visibles car l'ensemble des modes est alors non fini. Un résumé des conditions permettant la formation de motifs sur le tégument des êtres vivants se trouve dans la section 1.5.

1.3.4 Conclusion

Pour conclure cette étude sur la stabilité dans le cas d'un domaine fini, il faut retenir que l'équilibre trivial $(0,0)$ sera toujours instable, autant dans le cas homogène (sans diffusion, dépendant du temps) que dans le cas spatial (avec diffusion). Par contre, même si l'équilibre $(N, \frac{N}{1+N})$ est toujours stable dans le cas homogène, lorsque l'on tient compte de l'espace, celui-ci peut être stable si les racines du polynôme caractéristique (1.33) sont telles que $\forall k^2 : \text{Re}(\lambda_i(k^2)) < 0$ ($i = 1, 2$) ou instable si $\exists k^2 : \text{Re}(\lambda_i(k^2)) > 0$ ($i = 1, 2$), c'est-à-dire quand (1.35) est vérifié. C'est sous cette dernière condition et si il existe des modes admissibles en nombre fini que des motifs pourront se former et évoluer dans le temps.

Dans le cas d'un domaine infini, les conclusions sur la stabilité restent identiques. Mais il sera toujours possible d'obtenir des modes admissibles. Cependant, les motifs ne seront pas visibles. En effet, ils seront alors associés à des modes pour lesquels k^2 est très grand, correspondant à des oscillations rapides.

1.4 Sélection de mode instable

Dans cette section, nous considérerons à nouveau une analyse sur un domaine fini en deux dimensions :

$$C = [0, L_x] \times [0, L_y]$$

Il est possible de déterminer des valeurs pour les paramètres D , α , s , r et N pour isoler seulement un vecteur d'onde instable et obtenir un mode (p, l) ($p, l \in \mathbb{N}$). Cependant, dans le cas où on considère un domaine C fini, il se peut que ce mode (p, l) ne soit pas entier et donc non-admissible. Si on trouve un seul mode et qu'il est entier, celui-ci jouera le rôle de mode isolé.

Cette sélection de mode permet de forcer un motif particulier à grandir de manière assez simple. Nous avons un vecteur d'onde pour le mode isolé dans le cas où $\lambda_i(k^2) = 0$ dans l'expression du polynôme caractéristique (1.33), c'est-à-dire quand k^2 satisfait

$$Dk^4 + \left(rNs + Ds - \frac{sD\alpha}{(1+N)^2} \right) k^2 + rNs^2 = 0 \quad (1.40)$$

Afin de déterminer ces valeurs de k^2 qui satisfont à (1.40), nous allons calculer son discriminant (noté Δ). Comme nous voulons déterminer des solutions uniques pour k^2 , nous allons imposer $\Delta = 0$, c'est-à-dire

$$\left(rNs + Ds - \frac{sD\alpha}{(1+N)^2} \right)^2 - 4DrNs^2 = 0 \quad (1.41)$$

La valeur critique de k^2 , noté k_{critique}^2 , est donnée par

$$k_{\text{critique}}^2 = -\frac{rNs + Ds - \frac{sD\alpha}{(1+N)^2}}{2D} \quad (1.42)$$

$$= \frac{(4DrNs^2)^{\frac{1}{2}}}{2D} \quad (1.43)$$

$$= s \left(\frac{rN}{D} \right)^{\frac{1}{2}} \quad (1.44)$$

où le passage à la ligne (1.43) s'obtient en utilisant (1.41).

Sachant que k_{critique}^2 est donné par l'expression (1.34), nous voulons alors qu'il vérifie :

$$s \left(\frac{rN}{D} \right)^{\frac{1}{2}} = \pi^2 \left(\frac{p_{\text{critique}}^2}{L_x^2} + \frac{l_{\text{critique}}^2}{L_y^2} \right) \quad \forall p_{\text{critique}}, l_{\text{critique}} \in \mathbb{N} \quad (1.45)$$

En choisissant les paramètres D , s , r et N de manière appropriée, il est possible de déterminer la valeur de k^2 , donnant un mode (p, l) , de l'expression (1.34) qui satisfait (1.44) et ensuite résoudre la condition (1.41) en fonction des valeurs du coefficient chimiotactique α . Le mode correspondant à k_{critique}^2 sera dit isolé s'il est le seul mode entier correspondant à k_{critique}^2 vérifiant $k_1^2 < k_{\text{critique}}^2 < k_2^2$. L'expression (1.44) nous dit, de plus, que si le paramètre r ou le paramètre N diminue, les composantes du vecteur d'onde critique diminuent. Dans ce cas, le motif grandit dans l'espace. Par contre, dans le cas contraire, si le motif diminue assez, il peut disparaître.

1.5 Conditions de formation et de croissance ou de décroissance d'un motif : instabilités de Turing

Pour que des motifs spatiaux se forment, il faut que trois conditions soient satisfaites. Celles-ci s'appellent les conditions d'**instabilités de Turing** et sont les suivantes :

1. L'équilibre homogène doit être stable.
2. L'équilibre spatial doit être instable.
3. L'ensemble des modes admissibles doit être fini et non vide : seulement certains motifs définis pour certaines valeurs du vecteur d'onde \vec{k} peuvent grandir et évoluer dans le cas où $Re(\lambda_i(k^2|_{k \neq 0})) > 0$ ($i = 1, 2$).

Ces trois conditions dépendent de la relation de dispersion λ donnée par le polynôme caractéristique (1.33) et du vecteur d'onde \vec{k} , ou plus précisément de k^2 . Comme les solutions du problème aux valeurs propres, permettant de résoudre le système linéarisé, sont linéaires et composées de termes en cosinus, la taille des motifs est mesurée grâce aux vecteurs de longueur d'onde $\vec{\omega}$. Ceux-ci donnent les longueurs d'onde dans les directions x et y .

Par exemple, si la $k^{\text{ème}}$ fonction propre est $Z_{\vec{k}}(x, y) = \cos\left(\frac{p\pi x}{L_x}\right) \cos\left(\frac{l\pi y}{L_y}\right)$, le vecteur de longueur d'onde associé est $\vec{\omega} = \left(\frac{2L_x}{p}, \frac{2L_y}{l}\right)$ où $\frac{2L_x}{p}$ est la longueur d'onde dans la direction x et $\frac{2L_y}{l}$ est la longueur d'onde dans la direction y .

Plus la valeur de k^2 est élevée, plus les longueurs d'onde dans les directions x et y sont petites. La relation de dispersion donne, quant à elle, directement le taux de croissance ou de décroissance temporelle de la taille des motifs. Celle-ci a deux caractéristiques essentielles :

- L'état spatial pour lequel le vecteur d'onde est nul ($\vec{k} = \vec{0}$) est stable. Dans ce cas, le vecteur de longueur d'onde vaut $\vec{\omega} = (\infty, \infty)$. Ce qui veut dire que la croissance d'un motif pour de très grandes valeurs de longueurs d'onde va diminuer avec le temps jusqu'à ce que celui-ci disparaisse ou, en tout cas, n'évolue plus.
- Il existe un nombre fini de modes instables (p, l) , pour les nombres p et $l \in \mathbb{N}$, pour lesquels les longueurs d'onde correspondantes peuvent grandir. Parmi ces modes, il y en a un qui permet d'avoir la croissance la plus rapide. Rappelons qu'il se note k_m^2 . Pour l'obtenir, il faut maximiser la relation de dispersion, c'est-à-dire évaluer

$$\frac{\partial \lambda}{\partial k^2} = 0$$

et résoudre en fonction de k^2 .

Pour savoir comment les motifs grandissent et de quelle façon, il faut analyser comment les « ondes », données par les termes en cosinus, sont arrangées dans le domaine $[0, L_x] \times [0, L_y]$ tout en tenant compte de la relation de dispersion qui donne le taux de croissance temporelle.

Chapitre 2

Formation spatiale de motifs produits par la pigmentation dans un domaine continu

Nous étudions dans ce chapitre le système modélisant la pigmentation, donné par les chercheurs Kuto K., Osaki K., Sakurai T. et Tsujikawa T. dans l'article *Spatial pattern formation in a chemotaxis-diffusion-growth model* paru dans la revue scientifique *Physica D* en 2012 [13]. Celui-ci permet, sous certaines conditions, la formation de motifs sur le tégument des êtres vivants. Il prend en compte le mouvement cellulaire, la production, la diffusion et la dégradation du chimioattractant (substance provoquant le mouvement chimiotactique d'une cellule vers sa concentration la plus élevée).

Le but principal de ce chapitre est de reproduire les motifs du papier [13] à l'aide de codes *Matlab* adaptés. Ceux-ci peuvent être des rayures, des rectangles ou des hexagones. Pour cela, nous développons certains résultats de l'article, mais sans entrer dans les détails des preuves des théorèmes, et montrons que nous arrivons numériquement aux mêmes conclusions.

Nous modélisons dans la section 2.1 un second système pigmentaire. Ensuite nous analysons quelles sont les conditions pour engendrer des instabilités de Turing dans la section 2.2. Dans la section 2.3, nous considérons que le taux chimiotactique est le paramètre de bifurcation et nous montrons qu'il existe des solutions non-constantes bifurquant du point d'équilibre homogène du système. Nous déterminons les points de bifurcation et les motifs qu'ils permettent d'engendrer. Nous terminons par une application où nous reproduisons des motifs hexagonaux.

2.1 Modélisation

Le modèle inclut deux variables dont l'évolution dépend l'une de l'autre : la concentration chimiotactique $c(x, t)$ et la densité cellulaire $n(x, t)$. Ces variables dépendent elles-mêmes des coordonnées spatiales et temporelle, soient $x \in C \subset \mathbb{R}^M$ (C est le domaine considéré et $M \in \mathbb{N}_0$) et $t > 0$ respectivement.

La forme générale de l'équation de la densité cellulaire n est

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla J_n + f(n) \quad \forall x \in C, t > 0 \quad (2.1)$$

où J_n est le flux cellulaire (terme de diffusion) et $f(n)$ est la croissance cellulaire, le taux miotique (terme de réaction).

Posons $D \in \mathbb{R}^+$ le coefficient de diffusion et $\alpha \in \mathbb{R}^+$ le coefficient mesurant l'effet chimiotactique. Supposons ensuite que le terme de flux de l'expression (2.1) puisse se décomposer en deux autres termes : le premier terme donne la diffusion des cellules avec un coefficient D et le second permet la diffusion du chimioattractant dans le domaine C .

$$\begin{aligned} J_{\text{diffusion}} &= -D\nabla n \\ J_{\text{chimiotactique}} &= \alpha n \nabla c \end{aligned}$$

Nous supposons que la croissance cellulaire est de type logistique, de sorte que le terme $f(n)$ de l'expression (2.1) s'exprime comme

$$f(n) = an(1 - n)$$

où $a \in \mathbb{R}^+$ est le taux de croissance logistique.

L'équation générale de la concentration chimiotactique vérifie

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \nabla^2 c + g(n, c) \quad \forall x \in C, t > 0 \quad (2.2)$$

Nous supposons qu'il y a production de substances chimiques selon un coefficient $e \in \mathbb{R}^+$ et que celles-ci se dégradent avec un coefficient $b \in \mathbb{R}^+$. Le terme de réaction $g(n, c)$ de l'expression (2.2) se réécrit alors comme

$$g(n, c) = en - bc$$

La concentration chimiotactique et la densité cellulaire initiales en tout point x du domaine considéré C et temps initial $t = 0$ sont $c_0(x)$ et $n_0(x)$, de telle sorte que les conditions initiales soient

$$c(x, 0) = c_0(x) \quad (2.3)$$

$$n(x, 0) = n_0(x) \quad (2.4)$$

Le système est associé aux conditions limites de flux nulles. Ce sont les conditions de Neumann et elles vérifient

$$m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 \quad \forall x \in \partial C, \forall t > 0 \quad (2.5)$$

où m est la normale unitaire à la frontière ∂C .

En rassemblant nos hypothèses, le système (P) donnant l'évolution de la densité cellulaire et de la concentration chimiotactique au cours du temps est

$$(P) \left\{ \begin{array}{ll} \frac{\partial n}{\partial t} = D\nabla^2 n - \alpha \nabla(n \nabla c) + an(1 - n) & \forall x \in C, t > 0 \\ \frac{\partial c}{\partial t} = \nabla^2 c - bc + en & \forall x \in C, t > 0 \\ m \cdot \nabla c = m \cdot \nabla n = 0 & \forall x \in \partial C, \forall t > 0 \end{array} \right.$$

Pour l'étudier, il faut distinguer les variables de diffusion-chimiotactisme-croissance (D, α, a) et les variables des motifs spatio-temporels (n, c) . Nous allons d'ailleurs pouvoir distinguer plusieurs cas selon qu'il y a ou non croissance cellulaire (déterminée par a) et selon qu'il y a ou non chimiotactisme (déterminé par le taux chimiotactique α). D'après l'article [13], selon les valeurs de a et de α , nous pouvons arriver aux conclusions suivante :

– Pas de croissance cellulaire : $a = 0$

1. Présence de l'effet chimiotactique : $\alpha > 0$

S'il n'y a pas de croissance cellulaire, le système (P) se réduit aux équations de Keller-Segel (système d'équations différentielles partielles paraboliques).

En dimension 1 ($M = 1$), il existe des solutions globales du système qui s'expriment sous forme d'attracteurs exponentiels pour toute valeur du coefficient chimiotactique α . De plus, aucune contrainte ne doit être posée sur la masse totale $\|n_0\|_1$.

Par contre, en dimension 2 ($M = 2$), si $\alpha\|n_0\|_1$ est grand, certaines solutions pour la densité cellulaire $n(x, t)$ explosent quand $t \rightarrow \infty$.

Quand la dimension du système (P) est strictement supérieure à 2, il ne faut pas imposer de restriction sur le taux chimiotactique mais la masse $\|n_0\|_1$ intervient dans l'occurrence des explosions.

2. Pas d'effet chimiotactique : $\alpha = 0$

Dans le cas où il n'y a ni croissance cellulaire, ni effet chimiotactique, l'équation de l'évolution de la densité cellulaire se réduit à l'équation de Fisher. Toute solution positive pour n de celle-ci tend vers son état d'équilibre $n = 1$ lorsque que le système évolue dans le temps, quelle que soit la dimension du système.

– Croissance cellulaire et chimiotactisme : $a > 0$ et $\alpha > 0$

Dans le cas où il y a croissance cellulaire et effet chimiotactique, en dimension 2, l'explosion des solutions est évitée par l'absorption quadratique du terme de croissance logistique. Et dans ce cas, il est possible de construire des solutions du système (P) et des attracteurs exponentiels sans aucune restriction sur les paramètres de (P).

Afin de développer des exemples représentatifs, nous considérerons un système en dimension 2. Dans la suite de ce chapitre, nous nous intéressons aux solutions non constantes du système (P) qui permettent d'obtenir des motifs stationnaires. Dans ce système, les coefficients chimiotactique et de croissance cellulaire sont strictement positifs ($\alpha > 0$ et $a > 0$).

2.2 Étude de la stabilité du modèle

Dans cette section, nous étudions les conditions permettant de développer des motifs sur le tégument des êtres vivants pour le modèle (P). Ces conditions sont celles permettant d'avoir des instabilités de Turing. Rappelons que celles-ci sont telles que l'équilibre homogène du système (P) est stable mais devient instable lorsque la diffusion est prise en compte. Il finit néanmoins par se stabiliser à équilibre différent de l'équilibre homogène après une phase de transition. Il faut aussi que le domaine des modes admissibles soit non vide et fini. Nous choisissons un domaine de dimension 2, rectangulaire et de coordonnées (x, y) . La méthode développée dans cette section est différente de celle traitée dans le papier de référence se trouvant dans la suite de ce chapitre (dans la section 2.3). Elle permet de fournir une expression claire de la relation de dispersion à partir de laquelle nous pouvons trouver les modes admissibles.

Considérons le domaine $C \subset \mathbb{R}^2$ en deux dimensions de la forme

$$\begin{aligned} C &= [0, L_x] \times [0, L_y] \\ &= \left[0, \frac{\pi}{z}\right] \times \left[0, \frac{\pi}{\sqrt{3}z}\right] \quad (z > 0) \end{aligned}$$

où $0 \leq x \leq L_x$ et $0 \leq y \leq L_y$.

Le système (P) admet deux équilibres, notés (\hat{n}, \hat{c}) , qui vérifient

$$(SP) \begin{cases} D\nabla^2 \hat{n} - \alpha \nabla(\hat{n} \nabla \hat{c}) + a\hat{n}(1 - \hat{n}) = 0 & \forall x \in C, t > 0 \\ \nabla^2 \hat{c} - b\hat{c} + e\hat{n} = 0 & \forall x \in C, t > 0 \\ m \cdot \nabla \hat{c} = m \cdot \nabla \hat{n} = 0 & \forall x \in \partial C, \forall t > 0 \end{cases}$$

L'équilibre trivial est $(\hat{n}, \hat{c}) = (0, 0)$. Celui-ci est instable pour le système homogène et n'est donc pas très intéressant. L'équilibre non-trivial est $(\hat{n}, \hat{c}) = (1, \frac{e}{b})$. Celui-ci est toujours stable pour le système homogène. Nous allons dès lors étudier les conditions pour que l'équilibre spatial non-trivial soit instable. Pour cela, nous procédons de la même façon que dans la section 1.3 du chapitre 1. Tout d'abord, linéarisons le système autour du point d'équilibre $(\hat{n}, \hat{c}) = (1, \frac{e}{b})$.

Posons le changement de variables suivant :

$$\begin{cases} n = 1 + u \\ c = \frac{e}{b} + v \end{cases}$$

où $|u| \ll 1$ et $|v| \ll 1$. Notons que ces « petites perturbations » sont des fonctions qui dépendent du temps t et des positions (x, y) .

En substituant ces valeurs de n et c dans le système (P) et en ne conservant que les termes linéaires, nous avons

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u - \alpha \nabla^2 v - au & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \nabla^2 v - bv + eu & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla u = m \cdot \nabla v = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (2.6)$$

Ensuite, nous posons $z = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$. Le système matriciel associé au système (2.6) est, $\forall (x, y) \in C$ et $\forall t > 0$,

$$\frac{\partial z}{\partial t} = \begin{pmatrix} -a & 0 \\ e & -b \end{pmatrix} z + \begin{pmatrix} D & -\alpha \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \nabla^2 z \quad (2.7)$$

$$= Gz + E\nabla^2 z \quad (2.8)$$

$$\begin{aligned} \text{où } G &= \begin{pmatrix} -a & 0 \\ e & -b \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2} \\ E &= \begin{pmatrix} D & -\alpha \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{2 \times 2} \end{aligned}$$

Les conditions frontières associées deviennent alors

$$m \cdot \nabla z = 0 \quad \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \quad (2.9)$$

Pour résoudre le système (2.7) associé aux conditions frontière (2.9), nous allons définir $Z = Z(x, y)$ comme étant la solution spatiale, indépendante du temps, du problème aux valeurs propres (2.10).

$$\begin{cases} \nabla^2 Z + k^2 Z = 0 & \forall (x, y) \in C \\ m \cdot \nabla Z = 0 & \forall (x, y) \in \partial C \end{cases} \quad (2.10)$$

où $\vec{k} = (k_x, k_y)$ est appelé vecteur d'onde de magnitude $k = \sqrt{k_x^2 + k_y^2}$ et $-k^2$ est valeur propre de l'opérateur ∇^2 défini sur l'espace fonctionnel des dérivées. Nous cherchons à calculer le spectre de cet opérateur.

Nous proposons ensuite une solution $z(x, y, t)$ sous la forme d'une somme de fonctions propres $Z_{\vec{k}} = Z_{\vec{k}}(x, y)$, où chaque $Z_{\vec{k}}$ correspond au vecteur d'onde $\vec{k} = (\frac{p\pi}{L_x}, \frac{l\pi}{L_y}) = (zp, \sqrt{3}zl)$, où p et l sont les modes dans les deux directions ($p, l \in \mathbb{N}$), et satisfait bien évidemment les conditions de flux nulles :

$$z(x, y, t) = \sum_{p, l \in \mathbb{N}} c_{p,l} e^{\lambda t} \cos(zp\pi x) \cos(\sqrt{3}zl\pi y) \quad \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \quad (2.11)$$

où les constantes $c_{p,l}$ sont déterminées par une expansion de Fourier en terme de $Z_{p,l}(x, y)$ et où λ est la relation de dispersion.

En substituant (2.11) dans (2.7), nous obtenons, pour chaque vecteur d'onde \vec{k} , ou pour chaque mode (p, l) ($p, l \in \mathbb{N}$),

$$\lambda Z_{p,l} = (G - k^2 E) Z_{p,l}$$

où, par définition, $k^2 = z^2 p^2 + 3z^2 l^2$.

Étant donné que nous nous intéressons aux solutions non-triviales pour $Z_{p,l}$, nous allons déterminer λ grâce au polynôme caractéristique. Pour cela, résolvons

$$\det(\lambda I - (G - k^2 E)) = 0 \Leftrightarrow \det(\lambda I - G + k^2 E) = 0$$

$$\Leftrightarrow \begin{vmatrix} \lambda + a + k^2 D & -k^2 \alpha \\ -e & \lambda + b + k^2 \end{vmatrix} = 0$$

Après avoir développé le déterminant et réordonné tous les termes, nous obtenons l'expression suivante pour le polynôme caractéristique :

$$\lambda^2 + \lambda((D+1)k^2 + a + b) + \left(Dk^4 + (a + bD - e\alpha)k^2 + ab\right) = 0 \quad (2.12)$$

L'équilibre spatial $(\hat{n}, \hat{c}) = (1, \frac{e}{b})$ est instable si il existe une relation de dispersion, c'est-à dire une relation entre λ et les modes de Fourier k , à partie réelle strictement positive. Si cette condition est satisfaite et que l'ensemble des modes admissibles est fini et non-vidé, alors les instabilités de Turing sont présentes et des motifs peuvent se développer sur le tégument des êtres vivants.

Remarque :

C'est le terme d'advection qui permet d'engendrer des instabilités de Turing, pour autant que l'ensemble des modes admissibles soit non-vidé et fini. En effet, sans celui-ci, c'est-à-dire en posant $\alpha = 0$, les deux valeurs possibles pour la relation de dispersion seraient $\lambda_1 = -a - k^2 D < 0$ ou $\lambda_2 = -b - k^2 < 0$. Elle sont strictement positives par hypothèse. Nous retrouvons de résultat de l'article [13] énoncé à la page 39 de ce travail.

2.3 Étude des points de dégénérescence pour l'ensemble de solutions constantes

Nous donnons dans cette section les conditions de formation de différents motifs : rayures, rectangles et hexagones. Nous montrons l'existence de solutions bifurquant de la solution constante et positive $(n, c) = (1, \frac{e}{b})$.

Nous conservons le domaine C de la forme

$$\begin{aligned} C &= [0, L_x] \times [0, L_y] \\ &= \left[0, \frac{\pi}{z}\right] \times \left[0, \frac{\pi}{\sqrt{3}z}\right] \quad (z > 0) \end{aligned}$$

où $0 \leq x \leq L_x$ et $0 \leq y \leq L_y$.

Afin d'étudier les points de bifurcation des solutions, nous introduisons deux espaces de Hilbert, soient X et Y tels que

$$\begin{aligned} X &= H_q^2(C) \times H_q^2(C) \\ Y &= L^2(C) \times L^2(C) \end{aligned}$$

où $H_q^2(C) = \{q \in H^2(C) : m \cdot \nabla q = 0\}$ avec m la normale unitaire à la frontière du domaine ∂C .

Soit $\Pi = \{(1, \frac{e}{b}; \alpha) : \alpha \geq 0\} \subset X \times \mathbb{R}$ la branche sur laquelle nous trouverons les points de bifurcation liés au paramètre de bifurcation α (taux chimiotactique). Bien que la recherche de ces points soit la même que ce qui est énoncé dans le théorème 2.3.1, nous allons décrire le processus suivi.

Théorème 2.3.1. Comportement asymptotique des solutions

Soit (n_α, c_α) une solution positive de (SP) pour $M \leq 3$.

Alors il existe une séquence $\{\alpha_j\}$ avec $\lim_{j \rightarrow \infty} \alpha_j = \infty$ et telle que $(n_j, c_j) := (n_{\alpha_j}, c_{\alpha_j})$ qui satisfait une des deux propositions

1. $\lim_{j \rightarrow \infty} (n_j, c_j) = (0, 0)$ dans $L^2(C) \times H^2(C)$.
2. $\lim_{j \rightarrow \infty} (n_j, c_j) = (1, \frac{e}{b})$ dans $L^2(C) \times H^2(C)$.

Afin d'appliquer la théorie de la bifurcation locale (par Crandall et Rabinowitz [5]), nous définissons un opérateur

$$F : X \times \mathbb{R} \rightarrow Y$$

associé au système (SP) par la relation

$$F(n, c, \alpha) = \begin{pmatrix} D\nabla^2 n - \alpha \nabla(n \nabla c) + \alpha n(1 - n) \\ \nabla^2 c - bc + en \end{pmatrix} \quad (2.13)$$

Linéarisons l'opérateur (2.13) autour de l'équilibre $(n, c) = (1, \frac{e}{b})$. Posons le changement de variables suivant :

$$\begin{cases} n = 1 + h \\ c = \frac{e}{b} + s, \end{cases}$$

où $|h| \ll 1$ et $|s| \ll 1$. Notons que ces « petites perturbations » sont des fonctions qui dépendent du temps t et des positions (x, y) .

L'opérateur (2.13) s'exprime en fonction des nouvelles variables (h, s) comme

$$F_{(n,c)}(\alpha) \begin{pmatrix} h \\ s \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} D\nabla^2 h - \alpha \nabla^2 s - ah \\ \nabla^2 s - bs + eh \end{pmatrix} \quad (2.14)$$

Les points de bifurcation du système pigmentaire seront donnés par le(s) taux chimiotactique(s) α tel(s) que $F_{(n,c)}(\alpha) \begin{pmatrix} h \\ s \end{pmatrix}$ admette au moins une valeur propre nulle. L'opérateur doit donc être dégénéré en tout point de bifurcation. Afin de déterminer ce(s) point(s), nous allons considérer le problème elliptique (L) suivant

$$(L) \begin{cases} D\nabla^2 h - \alpha \nabla^2 s - ah = 0 & \forall (x, y) \in C \\ \nabla^2 s - bs + eh = 0 & \forall (x, y) \in C \\ m \cdot \nabla h = m \cdot \nabla s = 0 & \forall (x, y) \in \partial C \end{cases}$$

Comme dans le chapitre 1, nous allons définir la solution (h, s) du problème (L) comme une extension de Fourier. Ici, nous considérons un taux de croissance temporel fixé constant.

$$h(x, y) = \sum_{p,l=0}^{\infty} h_{p,l} \phi_p(x) \psi_l(y) \quad \forall (x, y) \in C \quad (2.15)$$

$$s(x, y) = \sum_{p,l=0}^{\infty} s_{p,l} \phi_p(x) \psi_l(y) \quad \forall (x, y) \in C \quad (2.16)$$

où $\phi_p(x) = \cos\left(\frac{p\pi x}{L_x}\right) = \cos(zpx)$
 $\psi_l(y) = \cos\left(\frac{l\pi y}{L_y}\right) = \cos(\sqrt{3}zly)$
 (p, l) est le mode associé ($p, l \in \mathbb{N}$).

En substituant (2.15) et (2.16) dans le système (L), nous pouvons montrer que $(h_{p,l}; s_{p,l})$ vérifie

$$\sum_{p,l=0}^{\infty} \left((Dz^2(p^2 + 3l^2) + a)h_{p,l} - \alpha z^2(p^2 + 3l^2)s_{p,l} \right) \phi_p(x) \psi_l(y) = 0 \quad (2.17)$$

$$\sum_{p,l=0}^{\infty} \left(eh_{p,l} - (z^2(p^2 + 3l^2) + b)s_{p,l} \right) \phi_p(x) \psi_l(y) = 0 \quad (2.18)$$

Remarquons que l'opérateur (2.14), pour un mode fixé (p, l) , devient alors

$$F_{(n,c)}(\alpha(p, l)) = \begin{pmatrix} Dz^2(p^2 + 3l^2) + a & -\alpha z^2(p^2 + 3l^2) \\ e & -z^2(p^2 + 3l^2) - b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} h_{p,l} \phi_p(x) \psi_l(y) \\ s_{p,l} \phi_p(x) \psi_l(y) \end{pmatrix} \quad (2.19)$$

Comme $\{\phi_p(x), \psi_l(y)\}_{p,l=0}^{\infty}$ forme une base orthogonale complète de X , le système formé par (2.17) et (2.18) peut se réécrire sous forme d'équations algébriques ($\forall p, l \in \mathbb{N}$) :

$$\begin{pmatrix} Dz^2(p^2 + 3l^2) + a & -\alpha z^2(p^2 + 3l^2) \\ e & -z^2(p^2 + 3l^2) - b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} h_{p,l} \\ s_{p,l} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (2.20)$$

Donc (L) a des solutions non-triviales si et seulement si le système d'équations algébriques (2.20) admet des solutions non-triviales. Pour les trouver, il faut calculer les valeurs du paramètre de bifurcation α (associé au mode (p, l)) telles que le déterminant de la matrice de (2.20) soit nul (pour que $\text{Ker } F_{(n,c)}(\alpha)$ soit non-trivial).

$$\begin{vmatrix} Dz^2(p^2 + 3l^2) + a & -\alpha z^2(p^2 + 3l^2) \\ e & -z^2(p^2 + 3l^2) - b \end{vmatrix} = 0 \quad (2.21)$$

$$\Leftrightarrow -(Dz^2(p^2 + 3l^2) + a)(z^2(p^2 + 3l^2) + b) + e\alpha z^2(p^2 + 3l^2) = 0$$

Notons qu'on peut retrouver l'expression (2.21) en posant $\lambda = 0$ et en remplaçant les valeurs de z, l, p dans l'expression (2.12) de la section précédente. A partir de l'expression (2.21), nous pouvons

déterminer les points de bifurcation :

$$\alpha := \alpha(p, l) \quad (2.22)$$

$$= \frac{(Dz^2(p^2 + 3l^2) + a)(z^2(p^2 + 3l^2) + b)}{ez^2(p^2 + 3l^2)} > 0 \quad (2.23)$$

Nous obtenons une solution strictement positive non-dégénérée pour α . Celle-ci dépend du mode (p, l) , du paramètre $z > 0$ déterminant la taille du domaine rectangulaire et des taux $a > 0$, $e > 0$, $b > 0$, $D > 0$ intervenant dans le système (SP). Cependant, selon le mode (p, l) sélectionné, la dimension du noyau de $F_{(n,c)}(\alpha)$ peut varier. C'est cela qui va déterminer le type de motif engendré (rayures, rectangles, hexagones). Cela est dû au fait que la relation $(p, l) \rightsquigarrow \alpha(p, l)$ n'est pas une bijection. En effet, par exemple, le taux chimiotactique correspondant au mode $(1, 0)$ est

$$\alpha(1, 0) = \frac{(Dz^2 + a)(z^2 + 1)}{ez^2}$$

et donne $\dim(Ker F_{(n,c)}(\alpha(1, 0))) = 1$.

Par contre, pour les modes $(2, 0)$ - $(1, 1)$ ou $(3, 1)$ - $(0, 2)$, $\dim(Ker F_{(n,c)}(\alpha(p, l))) = 2$ (où $(p, l) = (2, 0), (1, 1)$ ou $(3, 1), (0, 2)$). En effet,

$$\begin{aligned} \alpha(2, 0) = \alpha(1, 1) &= \frac{(4Dz^2 + a)(4z^2 + b)}{4ez^2} \\ \alpha(3, 1) = \alpha(0, 2) &= \frac{(12Dz^2 + a)(12z^2 + b)}{12ez^2} \end{aligned}$$

Pour conclure, dans le cas où le domaine d'étude est rectangulaire et de la forme $C = \left[0, \frac{\pi}{z}\right] \times \left[0, \frac{\pi}{\sqrt{3}z}\right]$ ($z > 0$), la suite des points de bifurcation $\{\alpha_j\}_{j \in \mathbb{N}}$ donnée par le théorème 2.3.2 [13] est déterminée en ordonnant la suite $\{\alpha(p, l)\}$ ($p, l \in \mathbb{N}$) et en tenant compte de la multiplicité.

Théorème 2.3.2. Existence de solutions non-constantes

Si il existe $\underline{\alpha}$ et une séquence positive $\{\alpha_j\}$ telle que

$$0 < \underline{\alpha} < \alpha_1 \leq \alpha_2 \leq \dots \leq \alpha_j \leq \dots \rightarrow \infty \quad (j \rightarrow \infty)$$

on a

- Si $\alpha \in (0, \underline{\alpha})$, alors (SP) n'admet pas de solution non-constante.
- Si $\alpha \in (\alpha_j, \alpha_{j+1})$, $\alpha_j \neq \alpha_{j+1}$, $\forall j \in \mathbb{N}$, alors (SP) possède au moins une solution positive non-constante.

2.3.1 Conditions pour obtenir des rayures ou des motifs rectangulaires

Les rayures et les motifs rectangulaires s'obtiennent lorsque $\dim(Ker F_{(n,c)}(\alpha(1, 0))) = 1$. Dans ce cas, il existera des solutions (n, c) bifurquant de la branche triviale $\Pi = \{(1, \frac{e}{b}; \alpha) : \alpha \geq 0\} \subset X \times \mathbb{R}$

au point de bifurcation $\alpha(p, l)$.

D'après [13], si $\dim(Ker F_{(n,c)}(\alpha(1, 0))) = 1$, alors il est possible de trouver une constante $\delta > 0$ telle que les solutions non-triviales de (SP) bifurquant de la branche Π peuvent être données par

$$\begin{pmatrix} n(\bar{\delta}) \\ c(\bar{\delta}) \\ \alpha(\bar{\delta}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{e}{b} \\ \alpha(p, l) \end{pmatrix} + \bar{\delta} \begin{pmatrix} \phi_p(x)\psi_l(y) \\ s_{p,l}\phi_p(x)\psi_l(y) \\ 0 \end{pmatrix} + \bar{\delta}^2 \begin{pmatrix} n(\tilde{\delta}) \\ c(\tilde{\delta}) \\ \alpha(\tilde{\delta}) \end{pmatrix} \quad (2.24)$$

$\forall \bar{\delta} \in [-\delta, \delta]$, où $\phi_p(x)$ et $\psi_l(y)$ sont définies par (2.15) et (2.16), $(n(\tilde{\delta}), c(\tilde{\delta}), \alpha(\tilde{\delta})) \in X \times \mathbb{R}$ est une fonction lisse de $\bar{\delta}$. De plus,

$$s_{p,l} = \frac{e}{z^2(p^2 + 3l^2) + 1} > 0 \quad (2.25)$$

La paramétrisation (2.24) implique que

- Si $pl = 0$ ($p, l \in \mathbb{N}$ correspondent au mode), alors la branche locale des solutions non constantes permettant d'obtenir des **rayures** bifurque de la solution constante $(1, \frac{e}{b})$ en $\alpha = \alpha(p, l)$.
- Si $pl \neq 0$, alors la branche locale des solutions non-constantes permettant d'obtenir des **motifs rectangulaires** ou **à bandes** bifurque de la solution constante $(1, \frac{e}{b})$ en $\alpha = \alpha(p, l)$.

De plus, le diagramme de bifurcation sera en forme de pitchfork et les densités cellulaire n et chimiotactique c auront les mêmes caractéristiques par rapport à leur profil. En effet, il est possible de montrer que

$$c(\bar{\delta}) - \frac{e}{b} = s_{p,l}(n(\bar{\delta}) - 1) + \mathcal{O}(\bar{\delta}^2) \quad (2.26)$$

$\forall \bar{\delta} \in [-\delta, \delta]$ et nous savons que $s_{p,l} > 0$ par (2.25).

2.3.2 Conditions de formation de motifs hexagonaux

Les motifs hexagonaux se produisent lorsque $\dim(Ker F_{(n,c)}(\alpha(p, l))) = 2$. Dans cette section, nous étudions le cas non restrictif où $\alpha = \alpha(2, 0)$ ou $\alpha = \alpha(1, 1)$ et nous montrons que toute solution non-constante formant des motifs hexagonaux bifurque de la branche triviale $\Pi = \{(1, \frac{e}{b}; \alpha) : \alpha \geq 0\} \subset X \times \mathbb{R}$ en $\alpha = \alpha(2, 0) = \alpha(1, 1)$.

Les opérateurs correspondants aux points de bifurcation sont

$$\begin{aligned} F_{(n,c)}(\alpha(2, 0)) &= \begin{pmatrix} ((4Dz^2 + a)h_{2,0} - 4\alpha z^2 s_{2,0})\phi_2(x)\psi_0(y) \\ (eh_{2,0} - (4z^2 + 1)s_{2,0})\phi_2(x)\psi_0(y) \end{pmatrix} \\ F_{(n,c)}(\alpha(1, 1)) &= \begin{pmatrix} ((4Dz^2 + a)h_{1,1} - 4\alpha z^2 s_{1,1})\phi_1(x)\psi_1(y) \\ (eh_{1,1} - (4z^2 + 1)s_{1,1})\phi_1(x)\psi_1(y) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

où $\psi_0(y) = 1$ par définition, $s_{2,0}$ et $s_{1,1}$ sont des constantes strictement positives.

On peut alors déduire que les noyaux correspondants sont donnés par

$$\begin{aligned} \text{Ker } F_{(n,c)}(\alpha(2,0)) &= \text{Ker } F_{(n,c)}(\alpha(1,1)) \\ &= \text{span} \left\{ \begin{pmatrix} \phi_2(x) \\ s_{2,0}\phi_2(x) \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \phi_1(x)\psi_1(y) \\ s_{1,1}\phi_1(x)\psi_1(y) \end{pmatrix} \right\} \end{aligned}$$

Cependant, comme $\dim(\text{Ker } F_{(n,c)}(\alpha(p,l))) \neq 1$, nous ne pouvons pas appliquer la théorie locale de la bifurcation dans X de Crandall et Rabinowitz. Afin de nous ramener à un noyau de dimension 1, nous allons suivre l'idée de Nishida [25] pour les problèmes de bifurcation en hydrodynamique. Nous allons construire le sous-espace H_{hexa}^2 de l'espace de Hilbert $H_q^2(C)$ défini par

$$H_{\text{hexa}}^2 = \left\{ q(x,y) = \sum_{p+l=\text{even}}^{\infty} \beta_{p,l} \left(\phi_p(x)\psi_l(y) \right. \right. \quad (2.27)$$

$$\left. + \cos\left(\frac{z(p-3l)}{2}x\right) \cos\left(\frac{\sqrt{3}z(p+l)}{2}y\right) \right. \quad (2.28)$$

$$\left. + \cos\left(\frac{z(p+3l)}{2}x\right) \cos\left(\frac{\sqrt{3}z(p-l)}{2}y\right) \right) \quad (2.29)$$

$$\left. \text{tel que } \sum_{p+l=\text{even}}^{\infty} z^4(p^2+3l^2)^2\beta_{p,l}^2 < \infty \right\} \quad (2.30)$$

où rappelons que $\phi_p(x) = \cos(zpx)$ et $\psi_l(y) = \cos(\sqrt{3}zly)$.

Il est possible de vérifier que cet opérateur est invariant par rapport à la rotation $\frac{2\pi}{3}$, qui est la valeur de l'angle entre deux côtés adjacents d'un hexagone régulier. De plus, si nous posons $(p,l) = (2,0)$ et

$$\beta_{p,l} = \begin{cases} 1 & \text{si } (p,l) = (2,0) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

dans l'expression de $q(x,y)$ du sous-espace défini par (2.27), nous obtenons que

$$\begin{aligned} q(x,y) &= \phi_2(x)\psi_0(y) + \cos(zx)\cos(\sqrt{3}zy) + \cos(zx)\cos(\sqrt{3}zy) \\ &= \phi_2(x)\psi_0(y) + 2\cos(zx)\cos(\sqrt{3}zy) \\ &= \phi_2(x)\psi_0(y) + 2\phi_1(x)\psi_1(y) \end{aligned}$$

Ensuite, quand $(p,l) = (2,0)$, l'inégalité

$$\sum_{p+l=\text{even}}^{\infty} z^4(p^2+3l^2)^2\beta_{p,l}^2 < \infty$$

est vérifiée. En effet, $z^4(p^2+3l^2)^2\beta_{p,l}^2 = 4z^4 < \infty$. Par conséquent, nous avons que $q(x,y) = \phi_2(x)\psi_0(y) + 2\phi_1(x)\psi_1(y) \in H_{\text{hexa}}^2$. Les motifs hexagonaux sont donc représentés par $\phi_2(x)\psi_0(y) + 2\phi_1(x)\psi_1(y)$.

Définissons l'opérateur \tilde{F} comme la restriction de l'opérateur F (2.14) au domaine $H_{\text{hexa}}^2 \times H_{\text{hexa}}^2 \times \mathbb{R}$:

$$F : H_{\text{hexa}}^2 \times H_{\text{hexa}}^2 \times \mathbb{R} \rightarrow Y$$

De cette façon, $\alpha(2, 0) = (\alpha(1, 1))$ n'est plus une valeurs propre double de l'opérateur car

$$\text{Ker } \tilde{F}_{(n,c)}(\alpha(2, 0)) = \text{Ker } \tilde{F}_{(n,c)}(\alpha(1, 1)) \quad (2.31)$$

$$= \text{span} \left\{ \begin{pmatrix} \phi_2(x) + 2\phi_1(x)\psi_1(y) \\ s_{2,0}(\phi_2(x) + 2\phi_1(x)\psi_1(y)) \end{pmatrix} \right\} \quad (2.32)$$

Et donc, $\dim(\text{Ker } \tilde{F}_{(n,c)}(\alpha(2, 0))) = \dim(\text{Ker } \tilde{F}_{(n,c)}(\alpha(1, 1))) = 1$. Maintenant, nous pouvons appliquer la théorie de la bifurcation locale [25]. Nous obtiendrons les branches locales de bifurcation pour les motifs hexagonaux de (SP) dans un voisinage $\mathcal{O}_{\text{hexa}}$. D'ailleurs, par [13], celles-ci sont données par

$$\begin{pmatrix} n(\bar{\delta}) \\ c(\bar{\delta}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{e}{b} \end{pmatrix} + \bar{\delta} \begin{pmatrix} \phi_2(x) + 2\phi_1(x)\psi_1(y) \\ s_{2,0}(\phi_2(x) + 2\phi_1(x)\psi_1(y)) \end{pmatrix} + \bar{\delta}^2 \begin{pmatrix} \tilde{n}(\bar{\delta}) \\ \tilde{c}(\bar{\delta}) \end{pmatrix} \quad (2.33)$$

si $\alpha = \alpha(2, 0) (= \alpha(1, 1))$, s'il existe une constante $\delta > 0$ et un voisinage $\mathcal{O}_{\text{hexa}}$ de $(n, c, \alpha) = (1, \frac{e}{b}, \alpha(2, 0))$ dans $H_{\text{hexa}}^2 \times H_{\text{hexa}}^2 \times \mathbb{R}$, $\forall \bar{\delta} \in [-\delta, \delta]$ et $s_{2,0} > 0$, $(\tilde{n}(\bar{\delta}), \tilde{c}(\bar{\delta}), \beta(\bar{\delta}))$ est une fonction lisse de $\bar{\delta}$. De plus, $\alpha(\bar{\delta}) = \alpha(2, 0) + \bar{\delta}\beta(\bar{\delta})$.

2.3.3 Application

Dans cette sous-section, nous reproduisons des motifs hexagonaux. Pour cela, nous avons implémenté un code grâce au logiciel *Matlab*. Les schémas d'intégration numériques utilisés sont explicites en temps, avec des approximations par les différences centrales finies pour les termes de diffusion et d'advection. Plus de détails sur ces méthodes se trouvent dans l'annexe C.1.1. Le domaine dans lequel nous travaillons est rectangulaire, tel que

$$C = \left[0, 6\right] \times \left[0, \frac{6}{\sqrt{3}}\right]$$

Nous avons décidé de fixer les variables D , e et b de sorte que

$$\begin{aligned} D &= \frac{1}{32} \\ e &= 1 \\ b &= 32 \end{aligned}$$

Les variables a et α sont les paramètres. Avec ces constantes posées, l'équilibre homogène $(1, \frac{e}{b}) = (1, \frac{1}{32})$ est stable et devient instable lorsque la diffusion entre en jeu. Nous sélectionnons le mode $(p, l) = (2, 0)$ (coïncidant au mode $(1, 1)$, comme nous l'avons montré). Nous obtenons des branches de solutions hexagonales bifurquant de l'équilibre $(1, \frac{1}{32})$ si la relation (2.23) est vérifiée, c'est-à-dire si

$$\alpha = \frac{(Dz^2(p^2 + 3l^2) + a)(z^2(p^2 + 3l^2) + b)}{ez^2(p^2 + 3l^2)} \quad (2.34)$$

La courbe des valeurs de a et de α vérifiant cela est donnée à la figure 2.1.

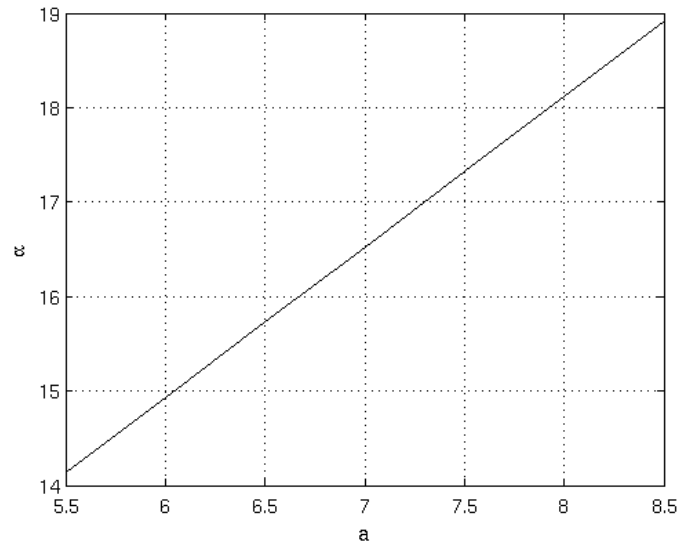


FIGURE 2.1 – La ligne correspond à la courbe de bifurcation pour les motifs hexagonaux donnée par la relation (2.23) lorsque les variables D , e et b sont considérées constantes ($D = \frac{1}{32}$, $e = 1$ et $b = 32$).

Nous sélectionnons $(a, \alpha) = (7, 17)$. Les modes admissibles (p, l) déterminent bien dans ce cas une région finie (voir figure 2.2). Cet ensemble inclut bien les modes $(2, 0)$ et $(1, 1)$.

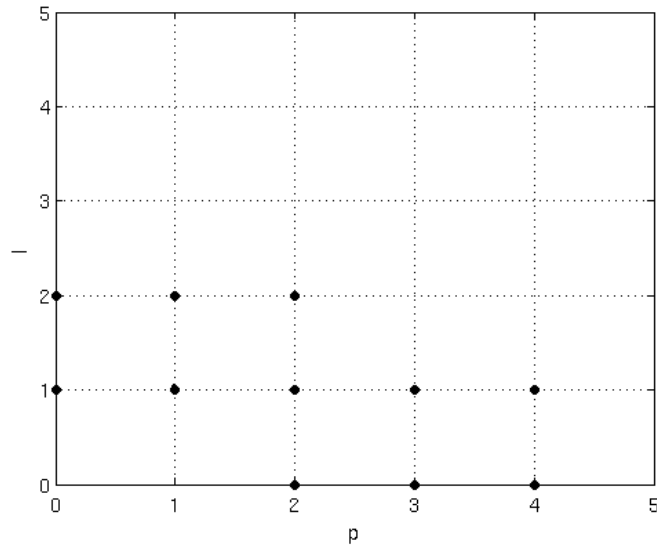


FIGURE 2.2 – Modes (p, l) ($p, l \in \mathbb{N}$) permettant de développer des instabilités de Turing pour les paramètres $D = \frac{1}{32}$, $e = 1$, $b = 32$, $a = 7$ et $\alpha = 17$. L'ensemble des modes admissibles est fini et non vide.

Nous avons donc réuni toutes les conditions permettant de développer des instabilités de Turing. De plus, par l'étude des différents motifs possibles, nous savons que ceux-ci seront hexagonaux. Nous l'avons d'ailleurs vérifié numériquement à l'aide du logiciel *Matlab*. Les résultats se trouvent aux figures 2.3a à 2.3d pour différentes valeurs de temps.

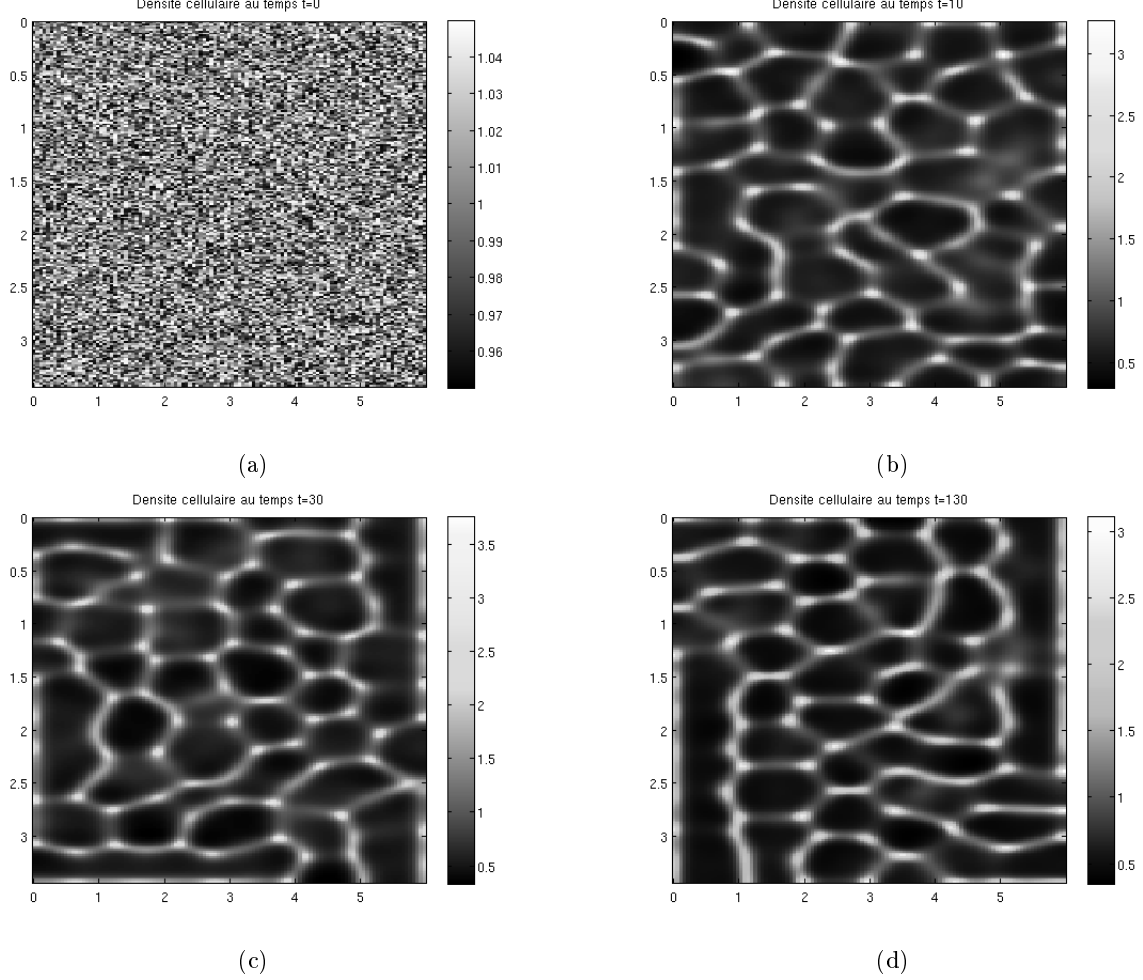


FIGURE 2.3 – Motifs hexagonaux pour les paramètres fixés $D = \frac{1}{32}$, $e = 1$, $b = 32$, $a = 7$ et $\alpha = 17$ respectivement pour les temps (a) $t = 0$, $t = 10$, $t = 30$ et $t = 130$. Les pas de temps spatiaux sont $h_x = h_y = 2^{-5}$ et le pas de temps temporel est $h_t = 2^{-16}$. Les conditions initiales vérifient $(n_0(x, y), c_0(x, y)) = (1 + \epsilon, \frac{1}{32})$, où ϵ est uniformément distribué de manière aléatoire dans l'intervalle $[-0.05, 0.05]$. Le schéma numérique d'intégration est explicite en temps avec des différences centrées pour les termes de diffusion et d'advection.

Comme nous pouvons l'observer, les motifs sont des hexagones. Ceux-ci ne sont pas parfaitement réguliers mais possèdent néanmoins 6 côtés. Leur forme est plus régulière quand le temps augmente.

Comme nous l'expliquons dans l'annexe C.1.1, nous intégrons le système par la méthode de *Runge Kutta* à l'ordre 4. Cette méthode est très coûteuse en temps vu son ordre. Nous avons essayé d'intégrer les équations aux dérivées partielles par la méthode d'Euler explicite. Bien évidemment, l'intégration était plus rapide mais nécessitait bien plus de temps que la méthode de *Runge Kutta* à l'ordre 4 pour obtenir des motifs similaires. Les résultats étaient d'ailleurs moins précis. C'est pour cela que nous avons choisi la méthode d'ordre 4.

Chapitre 3

Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un domaine continu

Dans ce chapitre, nous modifions le modèle étudié dans le chapitre 1 en retirant le terme pour le chimiotactisme (en posant $\alpha = 0$) et en insérant un couplage non-linéaire entre des objets génériques. Nous nous intéressons cette fois aux dynamiques de diffusion dans un domaine continu de dimension d ($d \in \mathbb{N}_0$). Ces objets génériques pourraient être de molécules, des espèces... en interaction. Dans ce travail, nous considérerons que ce sont des espèces, appelées activateur et inhibiteur. En écologie, l'activateur serait la proie et l'inhibiteur serait le prédateur par exemple. Ceux-ci peuvent se déplacer dans le domaine de dimension d selon les d directions indépendantes, avec des coefficients de diffusion différents. Ce que nous voulons, c'est déterminer les conditions permettant d'avoir des instabilités de Turing. Rappelons que celles-ci sont telles que l'équilibre homogène du système est stable mais devient instable dès que la diffusion est prise en compte. Néanmoins, après une première phase de dynamique transitoire, les concentrations des espèces se stabilisent à un équilibre différent de l'équilibre homogène. Elles se situent dans des régions distinctes : l'une dont les concentrations sont supérieures aux concentrations de l'équilibre homogène, l'autre pour lesquelles les concentrations sont inférieures aux concentrations de l'équilibre homogène, et ce pour chaque espèce. La dernière condition pour engendrer des instabilités de Turing est que l'ensemble des modes admissibles (permettant que la relation de dispersion temporelle soit à partie réelle strictement positive) soit fini et non vide. Nous analysons en détail, dans ce chapitre, cette dernière condition.

Afin de prendre un exemple représentatif, nous considérons une évolution continue des concentrations des espèces, notées u et v , sur un domaine rectangulaire, en deux dimensions. Les espèces s'y déplacent selon des coefficients de diffusion différents dans les deux directions indépendantes, soient x et y . Ce cas pourra être comparé au cas discret dans lequel diffusent deux espèces sur un réseau en grille en deux dimensions. Celui-ci est traité dans la sous-section 4.3.2 du chapitre 4.

Nous établissons tout d'abord le modèle de diffusion considéré dans la section 3.1. Nous définissons également le domaine continu en deux dimensions et les notations utilisées.

Dans la section 3.2, nous étudions les conditions pour que l'équilibre homogène du système soit stable mais que cet équilibre devienne instable si on considère la diffusion. Ensuite, nous considérons deux cas de diffusion pour les espèces et nous déterminons les conditions pour avoir un ensemble fini de modes admissibles, permettant alors d'engendrer les instabilités de Turing. Dans le premier cas, étudié dans la sous-section 3.2.1, nous considérons que les espèces peuvent se déplacer dans les deux directions indépendantes (les coefficients de diffusion sont tous non-nuls). Nous montrons que les instabilités de Turing ne pourront jamais être présentes si elles ne sont présentes pour aucun des deux systèmes

où les espèces ne diffusent que dans une seule direction. Le second cas considéré et analysé dans la sous-section 3.2.2 prend en compte la diffusion de chaque espèce dans une direction indépendante de l'autre. Dans ce cas, il ne sera jamais possible d'avoir des instabilités de Turing.

Ce chapitre est une partie nouvelle et a été développé à Florence durant le stage de finalité approfondie. Les développements et résultats feront l'objet d'une publication dont le nom provisoire est *Turing pattern in anisotropic domains* (P1).

3.1 Modélisation

Le domaine continu est $C = [0, L_x] \times [0, L_y] \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}$, tel que $0 \leq x \leq L_x$ et $0 \leq y \leq L_y$. La première espèce diffuse selon un coefficient de diffusion D_1 dans la direction x et selon un coefficient de diffusion D_2 dans la direction y . La seconde espèce diffuse selon un coefficient de diffusion D_3 dans la direction x et selon un coefficient de diffusion D_4 dans la direction y . Nous faisons l'hypothèse que $D_i \in \mathbb{R}^+$, $\forall i = 1, \dots, 4$. Les dynamiques locales des deux espèces, notées u et v , sont déterminées par les fonctions $f(u, v)$ et $g(u, v)$ respectivement. Ces fonctions vont permettre de réguler les concentrations des espèces, c'est-à-dire permettre à l'activateur d'augmenter sa propre production et de permettre à l'inhibiteur de supprimer la croissance de l'activateur. Le système que nous considérons est le suivant :

$$\begin{cases} \dot{u}(t) = f(u(t), v(t)) + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t) + D_2 \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(t) & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ \dot{v}(t) = g(u(t), v(t)) + D_3 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(t) + D_4 \frac{\partial^2 v}{\partial y^2}(t) & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (3.1)$$

Ce système d'équations est associé aux conditions initiales

$$u(x, y, 0) = u_0(x, y) \quad \forall (x, y) \in C \quad (3.2)$$

$$v(x, y, 0) = v_0(x, y) \quad \forall (x, y) \in C \quad (3.3)$$

où $u_0(x, y)$ et $v_0(x, y)$ représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$ en tout point (x, y) du domaine C .

Nous fixons des conditions aux bords de Dirichlet afin de fixer les valeurs propres et vecteurs propres utilisés dans les analyses ultérieures.

3.2 Analyse de la stabilité linéaire

Soit $(u, v) = (\hat{u}, \hat{v})$ l'équilibre du système (3.1). Afin de pouvoir étudier les instabilités de Turing, rappelons que l'équilibre homogène doit être stable. Notons $J \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ la jacobienne associée au système sans la diffusion :

$$J = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}$$

où $f_u = \partial f / \partial u|_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $f_v = \partial f / \partial v|_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $g_u = \partial g / \partial u|_{(\hat{u}, \hat{v})}$ et $g_v = \partial g / \partial v|_{(\hat{u}, \hat{v})}$. L'équilibre homogène vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = 0$ et $g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$ et est stable si $\det(J) = f_u g_v - g_u f_v > 0$ et $\text{tr}(J) = f_u + g_v < 0$ (en référence à la remarque de la sous-section 1.3.2 du chapitre 1). Afin de déterminer la stabilité de l'équilibre spatial, nous allons linéariser le système en ce point d'équilibre. L'analyse se fera de manière analogue à la méthode développée dans les chapitres 1 et 2. Nous omettrons la dépendance par rapport

au temps dans les équations afin de simplifier les expressions.

Soit le changement de variables suivant

$$\begin{cases} u &= \hat{u} + \delta u \\ v &= \hat{v} + \delta v \end{cases} \quad (3.4)$$

où $|\delta u| \ll 1$ et $|\delta v| \ll 1$. Notons que ces « petites perturbations » sont des fonctions qui dépendent du temps t et des positions (x, y) .

En utilisant la notation $z = \begin{pmatrix} \delta u \\ \delta v \end{pmatrix}$, le système linéarisé à l'équilibre est

$$\dot{z} = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} z + \begin{pmatrix} D_1 & 0 \\ 0 & D_3 \end{pmatrix} \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + \begin{pmatrix} D_2 & 0 \\ 0 & D_4 \end{pmatrix} \frac{\partial^2 z}{\partial y^2} \quad (3.5)$$

Pour résoudre le système linéaire (3.5), proposons une solution $z(x, y, t)$ sous la forme d'une somme de fonctions propres $Z_{\vec{k}} = Z_{\vec{k}}(x, y)$ telles que

$$z(x, y, t) = \sum_{\vec{k}} c_{\vec{k}} e^{\lambda_{\vec{k}} t} Z_{\vec{k}}(x, y) \quad \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \quad (3.6)$$

$Z_{\vec{k}} = Z_{\vec{k}}(x, y)$ est la solution spatiale indépendante du temps du problème aux valeurs propres défini par

$$\nabla^2 Z_{\vec{k}} + k^2 Z_{\vec{k}} = 0 \quad \forall (x, y) \in C \quad (3.7)$$

où $\vec{k} = (k_x, k_y)$ est le vecteur d'onde de magnitude $k = \sqrt{k_x^2 + k_y^2}$ et $-k^2$ est valeur propre de l'opérateur ∇^2 défini sur l'espace fonctionnel des dérivées, déterminant une matrice. Les constantes $c_{\vec{k}}$ sont déterminées par une expansion de Fourier en terme de $Z_{\vec{k}}(x, y)$ et où $\lambda_{\vec{k}}$ est la valeur propre qui détermine la croissance temporelle, la relation de dispersion.

Comme les directions x et y sont indépendantes, nous pouvons résoudre l'expression (3.7) en séparant les variables et en identifiant alors deux sous-problèmes : un pour la direction x et un pour la direction y . Cela nous permet de différencier les modes selon les deux directions, soient k_x et k_y .

$$\frac{\partial^2 Z_{\vec{k}}}{\partial x^2} + k_x^2 Z_{\vec{k}} = 0 \quad (3.8)$$

$$\frac{\partial^2 Z_{\vec{k}}}{\partial y^2} + k_y^2 Z_{\vec{k}} = 0 \quad (3.9)$$

En remplaçant la solution proposée $z(x, y, t)$ dans (3.5) et en utilisant les relations (3.8) et (3.9), nous obtenons

$$\begin{aligned} \sum_{\vec{k}} c_{\vec{k}} \lambda_{\vec{k}} e^{\lambda_{\vec{k}} t} Z_{\vec{k}} &= \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \sum_{\vec{k}} c_{\vec{k}} e^{\lambda_{\vec{k}} t} Z_{\vec{k}} \\ &\quad - k_x^2 \begin{pmatrix} D_1 & 0 \\ 0 & D_3 \end{pmatrix} \sum_{\vec{k}} c_{\vec{k}} e^{\lambda_{\vec{k}} t} Z_{\vec{k}} \\ &\quad - k_y^2 \begin{pmatrix} D_2 & 0 \\ 0 & D_4 \end{pmatrix} \sum_{\vec{k}} c_{\vec{k}} e^{\lambda_{\vec{k}} t} Z_{\vec{k}} \end{aligned}$$

Pour tout vecteur d'onde \vec{k} , nous obtenons alors la relation aux valeurs propres matricielle suivante :

$$\lambda_{\vec{k}} Z_{\vec{k}} = \begin{pmatrix} f_u - k_x^2 D_1 - k_y^2 D_2 & f_v \\ g_u & g_v - k_x^2 D_3 - k_y^2 D_4 \end{pmatrix} Z_{\vec{k}} \quad (3.10)$$

Notons $\tilde{J} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ la matrice

$$\tilde{J} = \begin{pmatrix} f_u - k_x^2 D_1 - k_y^2 D_2 & f_v \\ g_u & g_v - k_x^2 D_3 - k_y^2 D_4 \end{pmatrix} \quad (3.11)$$

Les valeurs de la relation de dispersion $\lambda_{\vec{k}}$ sont déterminées grâce au polynôme caractéristique, c'est-à-dire en résolvant

$$\det(\lambda_{\vec{k}} I - \tilde{J}) = 0 \Leftrightarrow \begin{vmatrix} \lambda_{\vec{k}} - f_u + k_x^2 D_1 + k_y^2 D_2 & f_v \\ g_u & \lambda_{\vec{k}} - g_v + k_x^2 D_3 + k_y^2 D_4 \end{vmatrix} = 0$$

Après avoir développé le déterminant et réordonné tous les termes, nous obtenons l'expression suivante :

$$\lambda_{\vec{k}}^2 + d(k_x, k_y) \lambda_{\vec{k}} + h(k_x, k_y) = 0$$

$$\begin{aligned} \text{où } d(k_x, k_y) &= -\text{tr}(J) + k_x^2(D_1 + D_3) + k_y^2(D_2 + D_4) \\ h(k_x, k_y) &= \det(J) - k_x^2(f_u D_3 + g_v D_1) - k_y^2(f_u D_4 + g_v D_2) + k_x^2 k_y^2 (D_1 D_4 + D_2 D_3) \\ &\quad + k_x^4 D_1 D_3 + k_y^4 D_2 D_4. \end{aligned}$$

Le terme $d(k_x, k_y)$ est strictement positif. En effet, les coefficients de diffusion le sont et nous savons par hypothèse que, comme nous étudions les instabilités de Turing, la trace de la matrice jacobienne du système homogène est strictement négative. Afin que la relation de dispersion du système soit à partie réelle positive et permette d'avoir des instabilités de Turing, il faut que le terme indépendant du polynôme caractéristique soit négatif. La condition est donc la suivante :

$$h(k_x, k_y) < 0.$$

Nous analysons dans un premier temps les valeurs de modes (k_x, k_y) donnant des instabilités de Turing pour quatre coefficients de diffusion strictement positifs et distincts. Nous montrons dans un deuxième temps que, si l'espèce u ne peut se déplacer que dans la direction x et que l'espèce v ne peut se déplacer que dans la direction y (impliquant que $D_2 = D_3 = 0$), il n'est pas possible d'obtenir des instabilités de Turing. Ces cas représentent une approche nouvelle dans l'analyse de ces instabilités. Nous montrerons d'ailleurs que dans le cas discret en dimension 2 similaire, ces instabilités peuvent exister (voir la sous-section 4.3.2 du chapitre 4). La théorie pour des cas de diffusion du même genre a été développée dans les articles [4] et [8].

3.2.1 Analyse des modes admissibles quand les espèces diffusent dans les deux directions indépendantes

Tout d'abord, nous étudions les conditions permettant d'avoir des instabilités de Turing en considérant que les deux espèces ne diffusent que dans une direction. Soit elles diffusent toutes deux dans la direction x , soit elles diffusent toutes deux dans la direction y . Pratiquement, nous étudierons le domaine des modes k_x donnant un terme indépendant du polynôme caractéristique négatif lorsque $k_y = 0$ et nous étudierons le domaine des modes k_y donnant un terme indépendant du polynôme caractéristique négatif lorsque $k_x = 0$. Nous montrons ensuite que si les conditions pour avoir des instabilités de Turing ne sont remplies dans aucun des deux systèmes où les espèces ne se déplacent que dans une seule direction à la fois, ces instabilités ne sont pas non plus possibles dans le système où les espèces peuvent diffuser dans les deux directions.

Cas 1 : Les espèces se déplacent uniquement dans la direction y ($k_x = 0$ et $k_y \neq 0$, $D_1 = D_3 = 0$)

Le terme indépendant devient

$$h(k_x = 0, k_y \neq 0) = k_y^4 D_2 D_4 - k_y^2 (f_u D_4 + g_v D_2) + \det(J) \quad (3.12)$$

Posons $w = k_y^2$ dans l'équation (3.12). L'inégalité à résoudre devient

$$w^2 D_2 D_4 - w (f_u D_4 + g_v D_2) + \det(J) < 0 \quad (3.13)$$

Les valeurs de w vérifiant l'inégalité (3.13) sont telles que $w \in]w_1, w_2[$ où

$$w_1 = \frac{f_u D_4 + g_v D_2 - \sqrt{(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4 D_2 D_4 \det(J)}}{2 D_2 D_4} \quad (3.14)$$

$$w_2 = \frac{f_u D_4 + g_v D_2 + \sqrt{(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4 D_2 D_4 \det(J)}}{2 D_2 D_4} \quad (3.15)$$

et sont associées aux conditions d'existence

- (1. i) $f_u D_4 + g_v D_2 > 0$.
- (1. ii) $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4 D_2 D_4 \det(J) > 0$.

Dans ce cas, les modes (k_x, k_y) donnant des instabilités de Turing sont tels que $k_x = 0$ et $k_y \in]\sqrt{w_1}, \sqrt{w_2}[$. Nous avons pu observer numériquement que la région des modes (k_x, k_y) va augmenter si D_2 diminue ou si D_4 augmente si nous considérons le modèle d'interaction de Mimura-Murray. Inversement, cette région va diminuer si D_2 augmente ou si D_4 diminue.

Cas 2 : Les espèces se déplacent uniquement dans la direction x ($k_x \neq 0$ et $k_y = 0$, $D_2 = D_4 = 0$)

Le terme indépendant devient

$$h(k_x \neq 0, k_y = 0) = k_x^4 D_1 D_3 - k_x^2 (f_u D_3 + g_v D_1) + \det(J) \quad (3.16)$$

Posons $w = k_x^2$ dans l'équation (3.16). L'inégalité à résoudre devient

$$w^2 D_1 D_3 - w (f_u D_3 + g_v D_1) + \det(J) < 0 \quad (3.17)$$

Les valeurs de w vérifiant l'inégalité (3.17) sont telles que $w \in]w_1, w_2[$ où

$$w_1 = \frac{f_u D_3 + g_v D_1 - \sqrt{(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4 D_1 D_3 \det(J)}}{2 D_1 D_3} \quad (3.18)$$

$$w_2 = \frac{f_u D_3 + g_v D_1 + \sqrt{(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4 D_1 D_3 \det(J)}}{2 D_1 D_3} \quad (3.19)$$

et sont associées aux conditions d'existence

- (2. i) $f_u D_3 + g_v D_1 > 0$.
- (2. ii) $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4 D_1 D_3 \det(J) > 0$.

Dans ce cas, les modes (k_x, k_y) donnant des instabilités de Turing sont tels que $k_x \in]\sqrt{w_1}, \sqrt{w_2}[$ et $k_y = 0$. Nous avons également observé numériquement que la région des modes (k_x, k_y) va augmenter si D_1 diminue ou si D_3 augmente si nous considérons le modèle d'interaction de Mimura-Murray. Inversement, cette région va diminuer si D_1 augmente ou si D_3 diminue. Une illustration se trouve à la figure 3.1. Notons que nous avons considéré des modes positifs et qu'on obtient des graphes symétriques pour des valeurs négatives des modes. Cependant, remarquons que les modes sont des nombres d'onde. Ils sont donc l'inverse d'une longueur. Ce ne serait donc pas physique de représenter la région des modes admissibles négatifs.

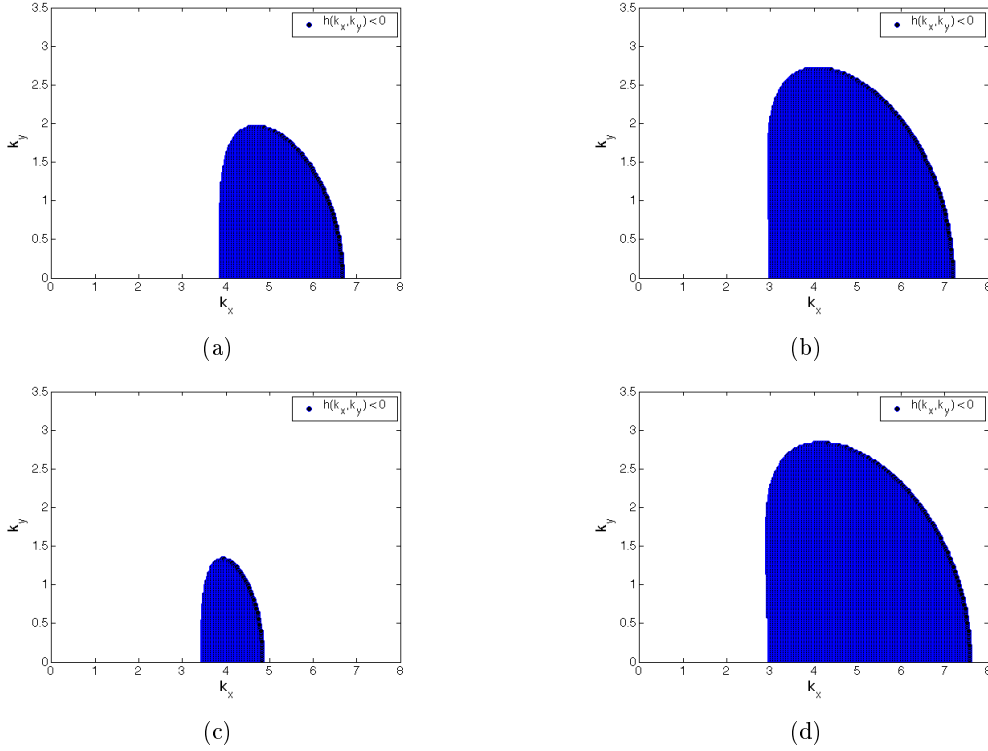


FIGURE 3.1 – Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zones en bleu) pour les paramètres du modèle du Mimura-Murray (détails dans l'annexe A) tels que $a = 35$, $b = 30$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$, donnant un équilibre homogène stable. Les valeurs que prennent le mode k_x et k_y délimitent une région finie. Celle-ci se trouve au niveau de l'axe des abscisses. Cela est dû au fait que les conditions (2. i) et (2. ii) du **cas 2** sont vérifiées mais pas celles du **cas 1**. Les coefficients de diffusion sont :

- (a) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 3.2$ et $D_4 = 3.6$;
- (b) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 4.6$ et $D_4 = 3.6$;
- (c) $D_1 = 0.20$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 4.6$ et $D_4 = 3.6$;
- (d) $D_1 = 0.11$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 4.6$ et $D_4 = 3.6$.

Cas 3 : Les espèces se déplacent dans les deux directions ($k_x \neq 0$ et $k_y \neq 0$)

Dans ce troisième cas, nous étudions les instabilités de Turing si les espèces peuvent se déplacer dans les deux directions indépendantes, mais en considérant que les conditions pour avoir ces instabilités ne sont pas remplies ni pour le système où les espèces diffusent uniquement dans la direction x , ni pour le système où les espèces diffusent uniquement dans la direction y . Pour faire cette analyse, nous posons

$k_x = \gamma k_y \neq 0$ ($\gamma \in \mathbb{R}_0^+$) dans l'expression du terme indépendant qui devient alors

$$\begin{aligned}
h(\gamma k_y, k_y) &= k_y^4 (D_2 D_4 + \gamma^2 (D_1 D_4 + D_2 D_3) + \gamma^4 D_1 D_3) \\
&\quad - k_y^2 (f_u D_4 + g_v D_2 + \gamma^2 (f_u D_3 + g_v D_1)) \\
&\quad + \det(J) \\
&= |B_1| k_y^4 - B_2 k_y^2 + |B_3|.
\end{aligned} \tag{3.20}$$

où les termes B_1 , B_2 et B_3 sont donnés par

$$\begin{aligned}
B_1 &= D_2 D_4 + \gamma^2 (D_1 D_4 + D_2 D_3) + \gamma^4 D_1 D_3 \\
B_2 &= f_u D_4 + g_v D_2 + \gamma^2 (f_u D_3 + g_v D_1) \\
B_3 &= \det(J)
\end{aligned}$$

Les termes B_1 et B_3 seront toujours strictement positifs par hypothèse. Le signe du terme B_2 peut varier selon les conditions imposées.

Nous démontrons dans l'annexe B qu'il n'est pas possible de trouver de valeur de $\gamma \in \mathbb{R}_0^+$ vérifiant $h(\gamma k_y, k_y) < 0$ quand les 4 combinaisons de conditions (1. i)-(1. ii) et (2. i)(2. ii) ne sont pas satisfaites. Nous y traitons les quatre possibilités de combinaisons de conditions suivantes :

1. (1. i) et (2. i) ne sont pas satisfaites (mais (1. ii) et (2. ii) restent satisfaites) ;
2. (1. i) et (2. ii) ne sont pas satisfaites (mais (1. ii) et (2. i) restent satisfaites) ;
3. (1. ii) et (2. i) ne sont pas satisfaites (mais (1. i) et (2. ii) restent satisfaites) ;
4. (1. ii) et (2. ii) ne sont pas satisfaites (mais (1. i) et (2. i) restent satisfaites).

À la figure 3.2 se trouvent deux illustrations pour lesquelles les conditions (1. i), (1. ii) du **cas 1** et les conditions (2. i), (2. ii) du **cas 2** sont satisfaites. Les zones des modes admissibles sont à chaque fois finies, donc les instabilités de Turing existent.

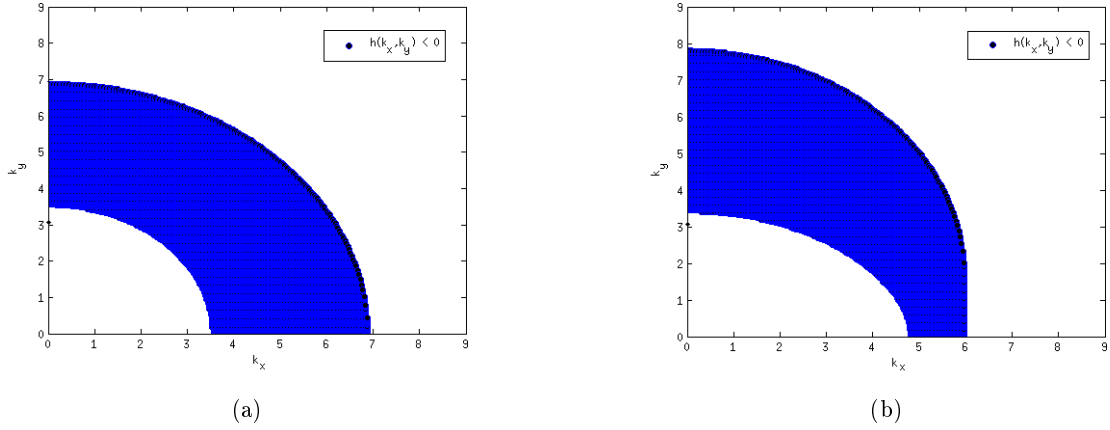


FIGURE 3.2 – Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zones en bleu) pour les paramètres du modèle du Mimura-Murray (détails dans l'annexe A) tels que $a = 35$, $b = 30$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$, donnant un équilibre homogène stable. Les valeurs que prennent les modes k_x et k_y délimitent une région finie. Les coefficients de diffusion sont :

(a) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.12$; $D_3 = 3.6$; $D_4 = 3.6$;

(b) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.10$; $D_3 = 2.6$; $D_4 = 3.6$;

Les conditions (1. i), (1. ii) du **cas 1** et (2. i), (2. ii) du **cas 2** sont satisfaites étant donné que $f_u = 7.57$ et $g_v = -11.21$.

Conclusion :

S'il n'est possible d'engendrer d'instabilité de Turing dans aucun des deux systèmes où les deux espèces diffusent toutes deux dans une direction unique d'un domaine rectangulaire continu (soit x , soit y), alors il est impossible d'en engendrer dans le système où l'activateur et l'inhibiteur peuvent se déplacer dans les deux directions indépendantes. Nous pouvons déduire de cela que, si le système où les espèces se déplacent dans les deux directions admet des instabilités de Turing, alors au moins un des deux systèmes où les espèces ne diffusent que dans une direction en admet.

3.2.2 Analyse des modes admissibles lorsque chaque espèce diffuse dans une direction indépendante de l'autre

Nous montrons dans cette sous-section que si les espèces diffusent dans des directions indépendantes, il n'est pas possible d'obtenir des instabilités de Turing, et cela pour aucune valeur des paramètres. Nous supposons que l'espèce u ne peut se déplacer que dans la direction x et que l'espèce v ne peut se déplacer que dans la direction y , impliquant que $D_2 = D_3 = 0$. Dans ce cas, le modèle est

$$\begin{cases} \dot{u}(t) = f(u(t), v(t)) + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t) & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ \dot{v}(t) = g(u(t), v(t)) + D_4 \frac{\partial^2 v}{\partial y^2}(t) & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (3.21)$$

Le système d'équations (3.21) est associé aux conditions initiales

$$u(x, y, 0) = u_0(x, y) \quad \forall (x, y) \in C \quad (3.22)$$

$$v(x, y, 0) = v_0(x, y) \quad \forall (x, y) \in C \quad (3.23)$$

où $u_0(x, y)$ et $v_0(x, y)$ représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$ en tout point (x, y) du domaine C .

Le terme indépendant de la relation de dispersion à analyser devient

$$h(k_x, k_y) = \det(J) - k_x^2 g_v D_1 - k_y^2 f_u D_4 + k_x^2 k_y^2 D_1 D_4 \quad (3.24)$$

Rappelons que son signe doit être strictement négatif pour que l'équilibre spatial soit instable. Nous allons l'analyser en plusieurs étapes. Nous allons établir les conditions à imposer pour que $h(k_x, k_y) < 0$ si uniquement l'espèce v diffuse et seulement dans la direction y . Ensuite nous établirons les conditions à imposer sur les paramètres pour que $h(k_x, k_y) < 0$ dans le cas où seule l'espèce u diffuse et uniquement dans la direction x . Nous terminerons par montrer qu'il est impossible d'avoir affaire à des instabilités de Turing dans le système où l'activateur diffuse dans la direction x et où l'inhibiteur diffuse dans la direction y . Ce cas est non restrictif, les mêmes conclusions sont obtenues si les rôles des espèces sont inversés.

Cas 1 : Seule l'espèce v diffuse, uniquement dans la direction y ($k_x = 0$ et $k_y \neq 0$, $D_1 = 0$ et $D_4 \neq 0$)

Le terme $h(k_x = 0, k_y \neq 0)$ se réduit à

$$h(k_x = 0, k_y \neq 0) = \det(J) - f_u k_y^2 D_4$$

Les valeurs des modes dans la direction y permettant d'avoir $h(k_x = 0, k_y \neq 0) < 0$ sont telles que

$$k_y > \sqrt{\frac{\det(J)}{f_u D_4}} \quad (3.25)$$

Cependant, si la dérivée partielle f_u est négative, il n'est pas possible de trouver de mode k_y satisfaisant (3.25). Il n'est donc pas possible d'avoir $h(k_x = 0, k_y \neq 0) < 0$ quand $k_x = 0$. Il faut donc que f_u soit strictement positive, impliquant que g_v soit strictement négative et que $|g_v| > |f_u|$ pour que la trace de la jacobienne du système homogène soit négative. Cependant, comme le domaine est continu, il existera une infinité de modes admissibles. Les instabilités de Turing ne seront donc pas présentes.

Rappelons que, comme les nombres d'onde sont l'inverse de longueurs d'onde, ils doivent être positifs. Donc les modes k_x et k_y doivent être positifs pour avoir du sens physiquement.

Cas 2 : Seule l'espèce u diffuse, uniquement dans la direction x ($k_x \neq 0$ et $k_y = 0$, $D_1 \neq 0$ et $D_4 = 0$)

Le terme $h(k_x \neq 0, k_y = 0)$ se réduit à

$$h(k_x \neq 0, k_y = 0) = \det(J) - g_v k_x^2 D_1$$

Les valeurs des modes dans la direction x permettant d'avoir $h(k_x \neq 0, k_y = 0) < 0$ sont telles que

$$k_x > \sqrt{\frac{\det(J)}{g_v D_1}} \quad (3.26)$$

Il est possible de trouver des modes k_x vérifiant (3.26) si la dérivée partielle g_u est strictement positive. Un raisonnement similaire au cas 1 permet de conclure alors qu'il faut que f_u soit strictement négative et que $|f_u| > |g_v|$. Dans le cas contraire, il n'est pas possible d'avoir $h(k_x \neq 0, k_y = 0) < 0$ quand $k_x = 0$. Encore une fois, l'ensemble des modes admissibles n'est pas fini. Les instabilités de Turing ne pourront donc jamais être engendrées.

Cas 3 : L'espèce u diffuse dans la direction x et l'espèce v diffuse dans la direction y ($k_x \neq 0$ et $k_y \neq 0$, $D_1 \neq 0$ et $D_4 \neq 0$)

Nous déterminons les valeurs de mode k_y en fonction des valeurs de k_x permettant d'avoir $h(k_x \neq 0, k_y \neq 0) < 0$. Nous faisons cette étude en considérant que $f_u > 0$ et que $g_v < 0$. La condition à vérifier est

$$h(k_x \neq 0, k_y \neq 0) < 0 \iff \det(J) + k_x^2 |g_v| D_1 - k_y^2 |f_u| D_4 + k_x^2 k_y^2 D_1 D_4 \quad (3.27)$$

$$\iff k_y > \sqrt{\frac{\det(J) + k_x^2 |g_v| D_1}{|f_u| D_4 - k_x^2 D_1 D_4}} \quad (3.28)$$

Il est possible de trouver des modes k_y vérifiant la condition (3.28) si

$$\frac{\det(J) + k_x^2 |g_v| D_1}{|f_u| D_4 - k_x^2 D_1 D_4} > 0,$$

donc si $|f_u| D_4 - k_x^2 D_1 D_4 > 0$, c'est-à-dire

$$0 < k_x < \sqrt{\frac{|f_u|}{D_1}}. \quad (3.29)$$

En effet, le dénominateur du membre de droite de l'inégalité (3.28) sera toujours positif par hypothèse. Cependant, les conditions (3.28) et (3.29) permettant d'avoir le terme indépendant du polynôme caractéristique négatif ne donnent pas un ensemble fini de valeurs de modes admissibles. De cette façon, la relation de dispersion λ augmente quand k_y tend vers l'infini et ne retombe jamais à zéro. Rappelons que le polynôme caractéristique est

$$\lambda_{\vec{k}}^2 + \lambda_{\vec{k}} (-\text{tr}(J) + k_x^2 D_1 + k_y^2 D_4) + \det(J) + k_x^2 |g_v| D_1 - k_y^2 |f_u| D_4 + k_x^2 k_y^2 D_1 D_4 = 0$$

La valeur maximale prise par la relation de dispersion lorsque $0 < k_x < \sqrt{\frac{|f_u|}{D_1}}$ et lorsque $k_y \rightarrow +\infty$ est

$$\begin{aligned} \lim_{k_y \rightarrow +\infty} \max_{\vec{k}} \lambda_{\vec{k}} &= \lim_{k_y \rightarrow +\infty} \frac{-k_y^2 D_4 + \sqrt{(k_y^2 D_4)^2 - 4k_y^2 D_4 (k_x^2 D_1 - |f_u|)}}{2} \\ &= \lim_{k_y \rightarrow +\infty} \frac{1}{2} \left(-k_y^2 D_4 + k_y^2 D_4 \sqrt{1 - \frac{4(k_x^2 D_1 - |f_u|)}{k_y^2 D_4}} \right) \\ &\leq \lim_{k_y \rightarrow +\infty} \frac{1}{2} \left(-k_y^2 D_4 + k_y^2 D_4 \left(1 - \frac{4(k_x^2 D_1 - |f_u|)}{k_y^2 D_4} \right) \right) \\ &= \frac{1}{2} (|f_u| - k_x^2 D_1) \end{aligned}$$

Comme nous nous trouvons dans la situation où $0 < k_x < \sqrt{\frac{|f_u|}{D_1}}$,

$$\max_{\vec{k}} \lambda_{\vec{k}} \xrightarrow{k_y \rightarrow +\infty} \frac{1}{2} (|f_u| - k_x^2 D_1) > 0.$$

Ce résultat implique que la relation de dispersion $\lambda_{\vec{k}}$ soit positive $\forall k_x, \forall k_y$ vérifiant (3.28) et (3.29). La quantité $\lambda_{\vec{k}}$ grandit quand le mode selon y , soit k_y , tend vers l'infini. L'instabilité implique que les échelles spatiales soient de plus en plus petites. Il n'est donc pas possible de délimiter une région finie de valeurs que peut prendre le mode k_y pour laquelle $\lambda_{\vec{k}}$ est à partie réelle strictement positive. Donc si deux espèces peuvent diffuser, chacune dans une direction différente, il n'y aura pas d'instabilité au sens de Turing. Une illustration de ce résultat se trouve à la figure 3.3.

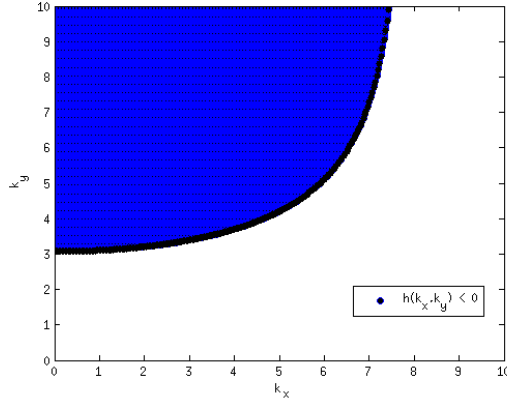


FIGURE 3.3 – Région des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zone en bleu) pour les coefficients de diffusion $D_1 = 0.12$ et $D_4 = 3.6$ et pour les paramètres du modèle du Mimura-Murray tels que $a = 35$, $b = 30$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$, donnant un équilibre homogène stable. Les modes sont tels que $0 < k_x < 7.94$ et $k_y > 3.07$. Ils ne déterminent pas un ensemble fini de valeurs.

Conclusion :

Les deux premiers cas d'étude nous permettent de conclure que, selon les signes des dérivées partielles f_u et g_v , il sera possible d'avoir $h(k_x, k_y) < 0$ soit pour le mode k_x nul, soit pour le mode k_y nul, mais jamais pour les deux à la fois. Cela est dû au fait que nous devons imposer $\text{tr}(J) = f_u + g_v < 0$. Cette condition ne permet pas d'avoir f_u et g_v positives en même temps. Cependant, l'ensemble des modes admissibles ne sera jamais fini étant donné que le domaine considéré est continu. Les motifs sont invisibles si seul l'activateur se déplace dans la seule direction x . Ils le sont également si seul l'inhibiteur diffuse et uniquement dans la direction y . En couplant les directions, c'est-à-dire si u diffuse dans la direction x et v diffuse dans la direction y , les instabilités de Turing restent absentes. Nous avons en effet montré que l'ensemble des modes admissibles est non fini.

3.3 Conclusion

Nous avons analysé les instabilités de Turing pour deux espèces diffusant dans un domaine continu rectangulaire en deux dimensions selon des coefficients qui peuvent être différents selon la direction et l'espèce. Quand ces coefficients sont tous non-nuls, permettant aux espèces de se déplacer dans les deux directions, les instabilités de Turing n'existent pas si elles n'existent pas dans le système où les espèces ne diffusent que dans la direction x ni dans le système où l'activateur et l'inhibiteur ne diffusent que dans l'autre direction, soit y . Ceci nous permet alors de conclure que s'il existe des instabilités au sens de Turing quand les espèces se déplacent dans les deux directions du domaine, alors ces instabilités sont présentes dans au moins un des deux systèmes où les espèces ne diffusent que dans une des directions.

Dans le cas où l'activateur diffuse dans une direction et où l'inhibiteur diffuse dans l'autre, il ne sera jamais possible d'avoir des instabilités de Turing. Nous avons également prouvé qu'il est impossible d'avoir des instabilités de Turing dans les deux systèmes où une seule espèce diffuse dans une seule direction.

Ces résultats feront partie de la publication P1 dont le nom provisoire est *Turing pattern in anisotropic domains*.

Chapitre 4

Dynamiques de diffusion de deux espèces dans les réseaux

Dans ce chapitre, nous nous intéressons aux dynamiques de diffusion de deux objets génériques (encore une fois, nous considérons que ce sont des espèces) interagissant dans des réseaux. Les espèces occupent des nœuds et sont transportées à travers le réseau grâce aux liens qui le composent, par le processus de diffusion. Nous étudierons les instabilités de Turing dans différents réseaux. Ce type d'instabilité a lieu quand le système admet une solution homogène stable, qui devient instable lorsqu'on considère la diffusion. Néanmoins, après une première phase de dynamique transitoire, les concentrations finales ont une forme bien précise, se répartissant dans deux régions : une région où les concentrations sont supérieures aux valeurs des concentrations de l'activateur et de l'inhibiteur données par l'équilibre du système homogène et une région où ces concentrations leur sont inférieures. Comme nous étudions la diffusion dans les réseaux, l'ensemble des modes admissibles sera toujours fini.

Tout d'abord, dans la section 4.1, nous définissons les termes généralement utilisés en théorie des graphes (notions de graphe dirigé, de matrice d'adjacence, de matrice laplacienne, de degré d'un nœud dans un réseau...)

Dans la section 4.2 est développée la méthode de Watts-Strogatz que nous utilisons pour générer des réseaux ayant la propriété de « petit-monde ». Ceux-ci sont hautement clusterisés comme dans les *lattices* (réseaux réguliers) et ont un plus court chemin moyen faible comme dans les réseaux aléatoires homogènes. Le code Matlab créé permet de générer différents réseaux du type Watts-Strogatz ayant différentes caractéristiques. Son fonctionnement est décrit dans l'annexe C.

La section 4.3 est consacrée à l'étude des dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau. Nous nous basons, pour cela, sur le travail de Nakao et Mikhailov dans l'article *Turing pattern in network-organized activator-inhibitor systems* paru dans la revue scientifique *Nature* en 2010 [24]. Il représente en fait le point de départ de nos recherches et consiste à déterminer les conditions permettant d'avoir des instabilités de Turing dans un réseau aléatoire. Nous généralisons dans cette section la théorie pour un réseau quelconque.

Pour terminer, nous prenons un cas particulier de la généralisation de la section précédente où les espèces diffusent dans des réseaux de dimension d avec symétries. Elles peuvent diffuser à leurs voisins proches tout comme à leurs voisins plus lointains dans la topologie du réseau (également proches si nous faisons abstraction de sa structure), mais avec une probabilité plus faible. L'activateur et l'inhibiteur se déplacent selon des coefficients de diffusion différents dans les directions indépendantes présentant chacune des connexions symétriques. Comme exemple représentatif, nous décidons de travailler sur un

réseau de dimension 2, le *réseau en grille*. Dans cette configuration, les espèces ne peuvent se déplacer que dans les deux directions indépendantes verticale ou horizontale. Nous faisons remarquer que les conditions sur les coefficients de diffusion qui ne permettent pas d’avoir d’instabilités de Turing dans le cas continu similaire développé dans le chapitre 3 peuvent permettre d’engendrer ces instabilités dans le cas discret. Cela est dû au fait que les modes continus sont remplacés par les valeurs propres associées aux laplaciens déterminant les connexions horizontales et verticales, présentes en nombre fini. Cette comparaison entre les cas discret et continu a également été développée lors du stage à l’université de Florence et sera incluse dans la publication P1 dont le nom provisoire est *Turing pattern in anisotropic domains*.

4.1 Lexique et définitions propres à la théorie des graphes

Nous discutons dans cette section des définitions généralement utilisées pour caractériser la topologie d’un réseau : nature des liens (dirigés ou non), degré d’un nœud, longueur moyenne d’une arête, matrices d’adjacence et laplacienne, coefficient de clustering... Ces concepts permettent de caractériser le réseau du type « petit-monde » que nous allons construire à l’aide de l’algorithme de Watts et Strogatz [30]. Ils permettent également de comprendre la construction des équations décrivant la dynamique de diffusion entre deux espèces dans un réseau.

Dans cette partie, nous considérons $G = (V, E)$ un graphe composé de N nœuds ($|V| = N$) notés arbitrairement v_1, \dots, v_N ($V = \{v_1, \dots, v_N\}$). L’ensemble $E \subseteq V \times V$ est composé des liens entre ces nœuds et est supposé fini.

La plupart des concepts et définitions de cette section viennent de l’article [26].

4.1.1 Graphes dirigés et graphes non-dirigés

Les graphes peuvent être de deux natures : dirigés ou non-dirigés. Il est très important de savoir comment une information se propage parmi les nœuds d’un réseau. Chaque lien est défini comme une arête entre une paire de nœuds v_i et v_j . Dans un graphe non-dirigé, l’ordre des paires des nœuds qui définissent chaque lien n’est pas important, c’est-à-dire que s’il existe un lien entre les nœuds v_i et v_j , le nœud v_i peut communiquer une information au nœud v_j tout comme le nœud v_j peut communiquer une information au nœud v_i . Par contre, dans le cas d’un graphe dirigé, l’ordre des paires de nœuds qui sont en lien est important : s’il existe un lien entre les nœuds v_i et v_j , le nœud v_i peut transmettre une information au nœud v_j . Il existe néanmoins une connexion directe entre les nœuds v_j et v_i mais le nœud v_j ne peut pas transmettre d’information au nœud v_i .

Nous analyserons dans ce travail uniquement des réseaux non-dirigés. Les concepts définis ensuite s’appliqueront donc à ces types de réseaux.

4.1.2 Nœuds adjacents et voisinage

Définition 4.1.1. Deux nœuds dans un graphe $G = (V, E)$ sont dits **adjacents** s’il existe un lien entre eux.

Définition 4.1.2. Le **voisinage** A_i d’un nœud v_i d’un un graphe $G = (V, E)$ est défini comme l’ensemble des nœuds v_j qui lui sont adjacents à partir du nœud v_i .

De cette façon, nous pouvons définir chaque nœud du voisinage A_i comme le voisin du nœud v_i .

4.1.3 Matrice d'adjacence

Définition 4.1.3. La **matrice d'adjacence** pour un graphe $G = (V, E)$ composé de N nœuds ordonnés par $V = \{v_1, \dots, v_N\}$ est une matrice $W \in \mathbb{R}^{N \times N}$ telle que chacun de ces éléments se note

$$W_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } (v_i, v_j) \in E \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad (4.1)$$

où $i, j = 1, \dots, N$.

Cette matrice permet de déterminer la topologie d'un réseau. Un élément W_{ij} est non-nul s'il existe un lien entre les nœuds v_i et v_j . Remarquons que, dans ce cas, la matrice d'adjacence sera toujours symétrique.

4.1.4 Degré et degré moyen

Définition 4.1.4. Le **degré d'un nœud** $v_i \in V$ d'un graphe non-dirigé $G = (V, E)$ est donné par

$$k_i = \sum_{j=1}^N W_{ij} \quad \forall i = 1, \dots, N.$$

Le degré du nœud v_i correspond au cardinal de son voisinage A_i .

Définition 4.1.5. Le **degré moyen d'un graphe non-dirigé** $G = (V, E)$, noté \bar{k} , correspond à la moyenne des degrés de chacun des nœuds :

$$\bar{k} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N k_i \quad (4.2)$$

4.1.5 Matrice laplacienne

Définition 4.1.6. La **matrice laplacienne** $L \in \mathbb{R}^{N \times N}$ d'un graphe $G = (V, E)$ est définie comme la différence de la matrice diagonale contenant les degrés de chaque nœud et la matrice d'adjacence. Chaque élément (i, j) est donné par

$$L_{ij} = W_{ij} - k_i \delta_{ij} \quad \forall i, j = 1, \dots, N \quad (4.3)$$

où δ_{ij} est le symbole de Kronecker.

Voici quelques propriétés des matrices laplaciennes données par Bojan Mohar, professeur de mathématiques à l'université de Ljubljana, dans son livre intitulé *In Graph Theory, Combinatorics, and Applications* [20]. Celles-ci sont valables dans le cas où les éléments de la matrice d'adjacence associée au réseau sont non-négatifs :

Proposition 4.1.1. Soit $L \in \mathbb{R}^{N \times N}$ la matrice laplacienne associée au graphe $G = (V, E)$ dont tous les éléments de la matrice d'adjacence associée au réseau sont non-négatifs. Alors

- Toutes les valeurs propres de L sont réelles : $\forall \lambda \in \sigma(L) : \lambda \in \mathbb{R}$.
- L est semi-définie négative.

- La plus grande valeur propre de L est $\lambda_1 = 0$ et est associée au vecteur propre $(1, \dots, 1)^t \in R^{N \times 1}$. Les autres valeurs propres peuvent être ordonnées comme

$$0 = \lambda_1 > \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_N.$$

Notons que les vecteurs propres des matrices laplaciennes sont orthonormaux.

4.1.6 Plus court chemin moyen

Le plus court chemin moyen est une des mesures les plus utilisées pour quantifier la topologie d'un réseau. Il permet de savoir comment un réseau est « câblé » et comment il va évoluer.

Définition 4.1.7. Le **plus court chemin moyen** d'un graphe $G = (V, E)$ est défini comme le nombre moyen minimal d'arêtes qui doivent être parcourues pour relier deux nœuds v_i et v_j par un plus court d_{ij} . Un chemin d_{ij} est dit le plus court s'il est formé par le nombre minimal de nœuds qui doivent être suivis entre une paire de nœuds v_i et v_j . Le plus court chemin moyen s'exprime comme

$$l = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N d_{ij} \quad (4.4)$$

Le terme $N(N-1)$ correspond au nombre total des paires du graphe.

Nous imposons $d_{ij} = \infty$ si $i = j$ ou s'il n'y a pas de chemin possible entre les nœuds v_i et v_j , c'est-à-dire s'il n'existe pas de succession de liens les reliant.

4.1.7 Coefficient de clustering

Cette notion a été introduite par Luce et Perry [15] pour donner la probabilité que tout nœud v_j dans un voisinage A_i d'un nœud i soit adjacent à tout autre nœud de l'ensemble A_i . Leur méthode se base sur un calcul de triplets de nœuds et de triangles. En fait, un triplet est un ensemble de 3 nœuds connectés entre eux par deux liens (triplet ouvert) ou trois liens (triplet fermé). Un triangle est un ensemble de 3 triplets fermés, un centré en chaque nœud. De cette manière, le coefficient de clustering global se définit comme le rapport entre le nombre de triplets fermés (c'est-à-dire trois fois le nombre de triangles) et le nombre total de triplets (ouverts et fermés). Mais il existe d'autres méthodes pour trouver le coefficient de clustering d'un réseau donné. Par la suite, Watts et Strogatz [30] ont donné leur propre définition du coefficient et c'est celle qui est la plus utilisée. Même si les coefficients portent le même nom, la méthode de calcul est différente. Il existe deux types de coefficients introduits par Watts et Strogatz : le coefficient de clustering local c_i qui est défini pour chaque nœud $i = 1, \dots, N$ et le coefficient de clustering global \bar{c} défini pour le réseau complet.

Définition 4.1.8. Le **coefficient de clustering local** c_i ($i = 1, \dots, N$) associé à un nœud v_i du graphe $G = (V, E)$ est donné, dans le cas d'un réseau non-dirigé, par

$$c_i = \frac{2|\{e_{j,h}\}_i|}{k_i(k_i-1)} \quad \forall j = 1, \dots, k_i, \forall h = 1, \dots, k_i, j \neq h, \quad (4.5)$$

où $\frac{k_i(k_i-1)}{2}$ est le nombre total de triangles possibles dans le voisinage A_i du nœud v_i . L'ensemble $\{\{e_{j,h}\}_i\}$ contient le nombre effectif de triangles qui existent parmi les voisins du nœud v_i . La taille de cet ensemble est notée $|\{e_{j,h}\}_i|$.

Quand nous parlerons de coefficient de clustering, nous ferons référence au coefficient de clustering global :

Définition 4.1.9. *Le coefficient de clustering global \bar{c} d'un graphe fini $G = (V, E)$ est la moyenne des N coefficients de clustering locaux :*

$$\bar{c} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N c_i \quad (4.6)$$

Remarquons que $0 \leq \bar{c} \leq 1$.

Le coefficient de clustering de Watts et Strogatz est principalement un outil statistique permettant de qualifier les réseaux non-dirigés.

4.2 Méthode de Watts-Strogatz

La méthode de Watts-Strogatz permet de générer des réseaux non-dirigés aléatoirement ayant les propriétés de « petit-monde » : hautement clusterisé comme dans les réseaux réguliers (les *lattices*) et dont le plus court chemin moyen est faible comme dans les réseaux aléatoires homogènes. L'appellation « petit-monde » fait référence à l'expérience menée en 1967 par le psycho-sociologue Stanley Milgram : deux personnes prises au hasard parmi les Américains sont en moyenne reliées par 6 personnes qui se connaissent (la première personne connaît la seconde, celle-ci connaît le troisième élément de la chaîne *etc.*) Cette expérience met en évidence un paradoxe car ses résultats sont contraires à l'intuition.

Un des modèles permettant de générer le type de réseau en question a été proposé par Duncan J. Watts et Steven Strogatz dans l'article *Collective dynamics of « small-world » networks* paru dans *Nature* en 1998 [30]. Celui-ci est créé à partir d'un réseau régulier en forme de cercle (ou anneau), auquel il faut appliquer un processus aléatoire pour déplacer les liens entre les nœuds. L'algorithme est le suivant :

Algorithme Soient un nombre N de nœuds dans le réseau, chacun de degré $k \in \mathbb{N}$ tels que $N \gg k \gg \ln N \gg 1$. La condition $k \gg \ln N$ garantit que le graphe soit connecté. Soit un paramètre $p \in [0, 1]$. La procédure permettant de générer un réseau aléatoire non-dirigé composé de N nœuds et de $\frac{Nk}{2}$ liens entre les nœuds selon la méthode de Watts-Strogatz est la suivante :

Étape 1 : Construire un réseau régulier en forme de cercle, composé de N nœuds. Chaque nœud est connecté à k voisins, $\frac{k}{2}$ de chaque côté.

Étape 2 : Pour tout $i, j = 1, \dots, N$ tel que $i < j$, déplacer chaque lien entre les nœuds v_i et v_j avec une probabilité p par un lien entre les nœuds v_i et v_g . Le nœud de remplacement v_g est choisi avec une probabilité uniforme de façon à ne pas avoir d'auto-lien ($g \neq i$) et de façon à ce que le nœud v_g ne soit pas adjacent au nœud v_i .

Remarquons que l'algorithme déplace seulement une extrémité de chaque lien et qu'il parcourt les liens de manière à assurer que chaque nœud modifie au plus la moitié des liens qu'il avait au départ. De plus, ces liens ne sont ni ajoutés ni supprimés, ils sont uniquement remplacés. Dès lors, leur nombre et le degré moyen restent inchangés. Le nombre d'arêtes déplacées dépend en partie du paramètre p . Plus celui-ci est petit, moins de liens seront changés. Le processus permet d'avoir un graphe régulier ($p = 0$) ou un graphe aléatoire ($p = 1$). Les études menées sur la région intermédiaire $0 < p < 1$ permettent de

dire que le réseau obtenu vérifie les propriétés de « petit-monde » : le réseau est hautement clusterisé comme les graphes réguliers mais avec un plus court chemin moyen faible comme dans les graphes aléatoires. Une illustration de cela est donnée à la figure 4.1.

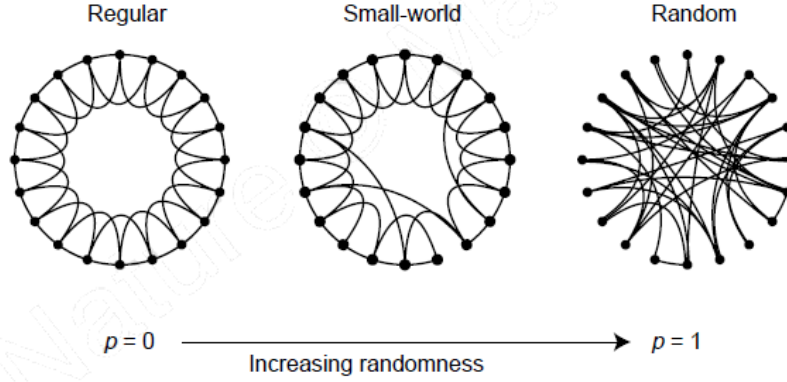


FIGURE 4.1 – Illustration de la procédure permettant de créer un réseau non-dirigé aléatoirement sans changer le nombre de nœuds ni le nombre de liens imposés à l’origine (figure provenant de [30]). Quand $p = 0$, le réseau régulier en forme de cercle de base est inchangé. La structure du réseau se modifie quand p augmente et devient complètement désordonnée lorsque $p = 1$ (cas dans lequel tous les liens ont été déplacés).

Propriétés structurelles des graphes générés¹

Avec l’hypothèse que $N \gg \bar{k} \gg \ln N \gg 1$, le plus court chemin moyen l est tel que

- $l \sim \frac{N}{2\bar{k}} \gg 1$ si $p \rightarrow 0$,
- $l \sim \frac{\ln N}{\ln \bar{k}}$ si $p \rightarrow 1$;

et le coefficient de clustering global est tel que

- $\bar{c} \sim \frac{3}{4}$ si $p \rightarrow 0$,
- $\bar{c} \sim \frac{\bar{k}}{N} \gg 1$ si $p \rightarrow 1$.

Donc le réseau régulier correspondant à $p = 0$ est hautement clusterisé et a un plus court chemin moyen l élevé entre deux nœuds. Celui-ci augmente linéairement avec le nombre de nœuds N . Par contre, le réseau aléatoire créé quand $p = 1$ est faiblement clusterisé et le plus court chemin moyen est plus faible que dans le cas précédent. Cette longueur grandit, cette fois, linéairement avec le logarithme du nombre de nœuds composant le réseau.

L’algorithme peut se généraliser au cas de réseaux dirigés en donnant des directions aux liens. Ce cas a été traité dans l’article *Topology-driven instabilities : the theory of pattern formation on directed networks* par Asllani M., Challenger J. et Al. [2].

1. Les résultats viennent de [30] mais ne seront pas démontrés dans ce travail.

4.3 Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau

Nous analysons dans cette section les dynamiques de diffusion de deux espèces, notées u et v , dans un réseau. Le but de cette section est de déterminer le comportement de l'évolution des concentrations des espèces dans différentes configurations de réseaux. Plus précisément, nous cherchons à déterminer les conditions donnant lieu à des instabilités de Turing. Celles-ci surviennent quand le système admet une solution homogène stable qui devient instable si on considère la diffusion. La façon dont évoluent les concentrations est déterminée par la relation de dispersion, dont le domaine des valeurs prises doit être fini pour que le système soit instable selon Turing. Dans le cas discret, elle dépend des valeurs propres discrètes du laplacien du réseau tandis que dans le cas où les espèces se déplacent sur un domaine continu, celle-ci dépend d'un vecteur d'onde. Si les instabilités de Turing nous intéressent, c'est car elles permettent que les concentrations des espèces évoluent pendant un temps fini puis stabilisent, mais pas au niveau de l'équilibre homogène. Les concentrations se répartissent en un groupe de concentrations plus faibles que les concentrations d'équilibre et en un groupe de concentrations plus élevées. Nous disons dans ce cas qu'elles déterminent des motifs.

Nous analysons, dans la sous-section 4.3.1, les principaux résultats de l'article écrit par Nakao et Mikhailov, *Turing pattern in network-organized activator-inhibitor systems*, paru dans le magazine scientifique *Nature* en 2010 [24]. Cet article traite des instabilités de Turing dans les réseaux aléatoires et va être le point de départ de nos recherches. Les auteurs considèrent que l'activateur et l'inhibiteur occupent des nœuds et sont transportés à travers le réseau grâce aux liens qui le composent par le processus de diffusion. Ces liens pourraient représenter des connexions diffusives entre des réacteurs chimiques ou un moyen pour les espèces de passer d'un habitat à un autre. Nous généralisons les résultats de l'article à des réseaux quelconques.

Nous allons donc considérer un cas particulier de réseaux en dimension d où les espèces peuvent diffuser selon les d ($d \in \mathbb{N}_0$) directions indépendantes et de façon symétrique dans la sous-section 4.3.2. Dans ce travail, nous développons la théorie pour un réseau en deux dimensions ($d = 2$) où l'activateur et l'inhibiteur diffusent dans les directions verticale et horizontale indépendantes, selon des coefficients différents. Ils peuvent diffuser à leurs nœuds voisins directs ou à des nœuds plus lointains dans la topologie du réseau, mais qui restent proches si on ne regarde pas à la structure de la grille. Ces connexions sont symétriques pour chaque direction. Nous comparons cette dynamique de diffusion dans un réseau de nœuds discrets avec la dynamique de diffusion sur un domaine continu $C \subset \mathbb{R}^2$ en deux dimensions dans lequel chaque espèce peut se déplacer avec un coefficient de diffusion différent selon la direction x ou y , $(x, y) \in C$. L'analyse du cas continu similaire a été développée dans le chapitre 3. Nous arrivons à la conclusion que les instabilités de Turing absentes dans le cas continu peuvent être présentes dans le cas discret pour certaines valeurs des coefficients de diffusion.

Dans chacune des sous-sections, nous énonçons les hypothèses utilisées pour construire le modèle de réaction-diffusion décrivant l'évolution des concentrations des espèces au cours du temps. Ensuite, nous donnons ce modèle et nous analysons quelles sont les conditions pour avoir des instabilités de Turing. Nous donnons également quelques illustrations obtenues à partir du logiciel *Matlab*.

4.3.1 Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau

Dans cette sous-section, nous étudions les principaux résultats de l'article *Turing pattern in network-organized activator-inhibitor systems*, paru *Nature* en 2010 [24]. Les auteurs Nakao et Mikhailov y traitent des instabilités de Turing lorsque deux espèces, un activateur et un inhibiteur, diffusent dans un réseau aléatoire composé de nœuds et de liens. Ces instabilités ont lieu lorsque l'équilibre homogène

du système (sans la diffusion) est stable et lorsque l'équilibre spatial (pour le système comprenant la diffusion) est instable. Ces conditions ne peuvent être remplies que pour une certaine région de rapports des coefficients de diffusion de l'activateur et de l'inhibiteur, dépendant des dynamiques locales des espèces. Nous généralisons dans cette sous-section la théorie de l'article à des réseaux quelconques, et non plus uniquement aléatoires.

Tout d'abord, nous donnons les hypothèses prises en compte. Nous établissons ensuite le modèle de réaction-diffusion utilisé et les conditions donnant lieu aux instabilités de Turing. Nous terminons par quelques illustrations.

Hypothèses du modèle

1. Le réseau est connecté, non-dirigé et peut être pondéré. Il contient N nœuds.
2. L'espèce u diffuse avec un coefficient de diffusion $D_u \in \mathbb{R}^+$ et l'espèce v diffuse avec un coefficient de diffusion $D_v \in \mathbb{R}^+$. Les mobilités diffusionnelles des espèces dans un réseau sont généralement différentes.
3. La concentration de l'espèce u (respectivement l'espèce v) au nœud i du réseau se note u_i (respectivement v_i), $\forall i = 1, \dots, N$.
4. Les dynamiques locales des deux espèces u et v sont déterminées par les fonctions $f(u, v)$ et $g(u, v)$ respectivement. Ces fonctions vont permettre de réguler les concentrations des espèces, c'est-à-dire permettre à l'activateur d'augmenter sa propre production et de permettre à l'inhibiteur de supprimer la croissance de l'activateur.

Notons $J \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ la jacobienne du système homogène :

$$J = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}$$

où $f_u = \partial f / \partial u |_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $f_v = \partial f / \partial v |_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $g_u = \partial g / \partial u |_{(\hat{u}, \hat{v})}$ et $g_v = \partial g / \partial v |_{(\hat{u}, \hat{v})}$; (\hat{u}, \hat{v}) est l'équilibre aspatial. Il vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = 0$ et $g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$. Afin de pouvoir étudier les instabilités de Turing, rappelons qu'il faut que cet équilibre soit stable. Il doit donc vérifier $\det(J) = f_u g_v - g_u f_v > 0$ et $\text{tr}(J) = f_u + g_v < 0$.

5. La topologie du réseau est déterminée par la matrice d'adjacence $W \in \mathbb{R}^{N \times N}$, donnée par la définition 4.1.3. Le degré d'un nœud i du réseau, soit $k_i \in \mathbb{R}$, est donné par la définition 4.1.4.
6. Le transport par diffusion des espèces vers un nœud i est donné par la somme des flux allant vers ce nœud i à partir des autres nœuds j qui lui sont adjacents. Par la loi de Fick [24], ces flux sont proportionnels à la différence de la concentration entre ces nœuds. Le flux de diffusion de l'espèce u vers le nœud i peut être exprimé comme

$$\sum_{j=1}^N L_{ij} u_j = \sum_{j=1}^N W_{ij} (u_j - u_i) \quad \forall i = 1, \dots, N.$$

Il en va de même pour l'espèce v :

$$\sum_{j=1}^N L_{ij} v_j = \sum_{j=1}^N W_{ij} (v_j - v_i) \quad \forall i = 1, \dots, N$$

où L est la matrice laplacienne du système, donnée par la définition 4.1.6.

7. La relation entre les valeurs propres et les vecteurs propres de la matrice laplacienne est donnée par

$$\sum_{j=1}^N L_{ij} \phi_j^\alpha = \Lambda^\alpha \phi_i^\alpha \quad \forall i = 1, \dots, N, \forall \alpha = 1, \dots, N \quad (4.7)$$

où les N valeurs propres de la matrice L sont données par le vecteur ligne suivant $\Lambda \in \mathbb{R}^{1 \times N}$:

$$\Lambda = (\Lambda^1, \dots, \Lambda^N). \quad (4.8)$$

Chaque valeur propre Λ^α est associée à un vecteur propre $\phi^\alpha \in \mathbb{R}^{N \times 1}$ ($\alpha = 1, \dots, N$) :

$$\phi^\alpha = (\phi_1^\alpha, \dots, \phi_N^\alpha)^T. \quad (4.9)$$

Rappelons que les valeurs propres d'une matrice laplacienne sont réelles et non-positives tandis que les vecteurs propres sont orthonormaux : $\sum_{i=1}^N \phi_i^\alpha \phi_i^\beta = \delta_{\alpha,\beta}$ ($\alpha, \beta = 1, \dots, N$).

Modèle

Nous introduisons maintenant le modèle décrivant l'évolution des concentrations de l'activateur et de l'inhibiteur en tout nœud i du réseau ($i = 1, \dots, N$) en considérant les hypothèses données dans la sous-section 4.3.1. Les variables u_i et v_i représentent les concentrations respectives des espèces u et v au nœud considéré :

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} u_i(t) = f(u_i(t), v_i(t)) + D_u \sum_{j=1}^N L_{ij} u_j(t) & \forall i = 1, \dots, N, \forall t > 0 \\ \frac{d}{dt} v_i(t) = g(u_i(t), v_i(t)) + D_v \sum_{j=1}^N L_{ij} v_j(t) & \forall i = 1, \dots, N, \forall t > 0 \end{cases} \quad (4.10)$$

Ce système est associé aux conditions initiales

$$\begin{cases} u_i(0) = u_{i0} & \forall i = 1, \dots, N \\ v_i(0) = v_{i0} & \forall i = 1, \dots, N \end{cases}$$

où u_{i0} et v_{i0} représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud $i = 1, \dots, N$.

Par la suite, nous omettrons la dépendance par rapport au temps afin de simplifier les écritures.

Analyse des instabilités de Turing

A présent, nous déterminons les conditions à imposer au système (4.10) pour avoir des instabilités dites de Turing. Soit $(\hat{u}_i, \hat{v}_i) = (\hat{u}, \hat{v})$ l'équilibre du système ($\forall i = 1, \dots, N$). Celui-ci vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$. Rappelons que l'équilibre doit être stable pour le système homogène pour pouvoir étudier les instabilités de Turing. Nous allons perturber cet équilibre de la façon suivante :

$$\begin{cases} u_i = \hat{u} + \delta u_i & \forall i = 1, \dots, N \\ v_i = \hat{v} + \delta v_i & \forall i = 1, \dots, N \end{cases}$$

où $|\delta u_i| \ll 1$ et $|\delta v_i| \ll 1$. Ces petites perturbations dépendent néanmoins des variables temporelle et spatiales, soient t et (x, y) respectivement.

Le système linéarisé pour tout nœud $i = 1, \dots, N$ est

$$\begin{cases} \dot{\delta u}_i &= f_u(\hat{u}, \hat{v})\delta u_i + f_v(\hat{u}, \hat{v})\delta v_i + D_u \sum_{j=1}^N L_{ij}\delta u_j \\ \dot{\delta v}_i &= g_u(\hat{u}, \hat{v})\delta u_i + g_v(\hat{u}, \hat{v})\delta v_i + D_v \sum_{j=1}^N L_{ij}\delta v_j \end{cases} \quad (4.11)$$

Comme il a été suggéré dans l'article [24], nous étendons les perturbations δu_i et δv_i sur la base des vecteurs propres de la matrice laplacienne du système, $\forall i = 1, \dots, N$:

$$\begin{cases} \delta u_i &= \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha \\ \delta v_i &= \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha \end{cases}$$

Les termes $\sum_{j=1}^N L_{ij}\delta u_j$ et $\sum_{j=1}^N L_{ij}\delta v_j$ du système linéarisé (4.11) peuvent se réécrire en utilisant les relations entre les valeurs propres et les vecteurs propres (4.7) comme

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^N L_{ij}\delta u_j &= \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \sum_{j=1}^N L_{ij}\phi_j^\alpha = \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \Lambda^\alpha \phi_i^\alpha \\ \sum_{j=1}^N L_{ij}\delta v_j &= \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \sum_{j=1}^N L_{ij}\phi_j^\alpha = \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \Lambda^\alpha \phi_i^\alpha \end{aligned}$$

Maintenant que ces expressions ont été développées, nous pouvons réécrire le système (4.11) dans la base des vecteurs propres. Nous obtenons

$$\begin{cases} \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha \lambda_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha &= f_u \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha + f_v \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha + D_u \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \Lambda^\alpha \phi_i^\alpha \\ \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha \lambda_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha &= f_u \sum_{\alpha=1}^N C_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha + f_v \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \phi_i^\alpha + D_v \sum_{\alpha=1}^N E_\alpha e^{\lambda_\alpha t} \Lambda^\alpha \phi_i^\alpha \end{cases} \quad (4.12)$$

Si nous utilisons le fait que les vecteurs propres forment une base orthogonale, le système (4.12) peut se réécrire sous forme matricielle, $\forall \alpha = 1, \dots, N$, donnant N équations linéairement indépendantes pour chaque mode α :

$$\lambda_\alpha \begin{pmatrix} C_\alpha \\ E_\alpha \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_u + D_u \Lambda^\alpha & f_v \\ g_u & g_v + D_v \Lambda^\alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_\alpha \\ E_\alpha \end{pmatrix} \quad (4.13)$$

Comme nous cherchons une solution non-triviale du système (4.13), nous allons résoudre le polynôme caractéristique défini par $\det(\tilde{J} - \lambda_\alpha I) = 0$. La matrice $\tilde{J} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ est

$$\tilde{J} = \begin{pmatrix} f_u + D_u \Lambda^\alpha & f_v \\ g_u & g_v + D_v \Lambda^\alpha \end{pmatrix}$$

Le polynôme caractéristique détermine la relation de dispersion $\lambda_\alpha = \lambda_\alpha(\Lambda^\alpha)$ pour chaque mode α . Il existe des instabilités de Turing si $\exists \alpha \in \{1, \dots, N\}$ tel que $Re(\lambda_\alpha) > 0$, c'est-à-dire s'il existe des valeurs propres du laplacien du réseau pour lesquelles la relation de dispersion est à partie réelle strictement positive. Cette relation de dispersion s'exprime comme

$$\lambda_\alpha = \frac{F(\Lambda^\alpha) \pm \sqrt{F^2(\Lambda^\alpha) - 4H(\Lambda^\alpha)}}{2} \quad \forall \alpha = 1, \dots, N \quad (4.14)$$

$$\begin{aligned} \text{où } F(\Lambda^\alpha) &= \text{tr}(J) + (D_u + D_v)\Lambda^\alpha \\ H(\Lambda^\alpha) &= D_u D_v (\Lambda^\alpha)^2 + (f_u D_v + g_v D_u)\Lambda^\alpha + \det(J). \end{aligned}$$

Remarquons que le terme $F(\Lambda^\alpha)$ sera toujours strictement négatif vu que $\text{tr}(J) < 0$ et $\Lambda^\alpha \leq 0$, $\forall \alpha = 1, \dots, N$. Les coefficients de diffusion ont été choisis strictement positifs. Pour que les instabilités de Turing soient présentes, il faut que la plus grande relation de dispersion soit à partie réelle strictement positive. Résolvons alors

$$\begin{aligned} \exists \Lambda^\alpha \in \mathbb{R}^- : \text{Re} \left(\frac{F(\Lambda^\alpha) + \sqrt{F^2(\Lambda^\alpha) - 4H(\Lambda^\alpha)}}{2} \right) &> 0 \\ \Leftrightarrow \exists \Lambda^\alpha \in \mathbb{R}^- : \text{Re} \left(\sqrt{F^2(\Lambda^\alpha) - 4H(\Lambda^\alpha)} \right) &> -F(\Lambda^\alpha) \\ \Leftrightarrow \exists \Lambda^\alpha \in \mathbb{R}^- : \begin{cases} F^2(\Lambda^\alpha) - 4H(\Lambda^\alpha) > 0 \\ F^2(\Lambda^\alpha) - 4H(\Lambda^\alpha) > F^2(\Lambda^\alpha) \end{cases} \\ \Leftrightarrow \exists \Lambda^\alpha \in \mathbb{R}^- : \begin{cases} F^2(\Lambda^\alpha) - 4H(\Lambda^\alpha) > 0 \\ H(\Lambda^\alpha) < 0 \end{cases} \\ \Leftrightarrow \exists \Lambda^\alpha \in \mathbb{R}^- : \begin{cases} F^2(\Lambda^\alpha) + 4|H(\Lambda^\alpha)| > 0 \\ D_v(\Lambda^\alpha)^2 + (f_u D_v + g_v D_u)\Lambda^\alpha + \det(J) < 0 \end{cases} \end{aligned} \tag{4.15}$$

La condition donnée par l'expression (4.15) implique que

$$\Lambda^\alpha \in \left[\frac{-(f_u D_v + g_v D_u) - \sqrt{\Delta}}{2D_u D_v}, \frac{-(f_u D_v + g_v D_u) + \sqrt{\Delta}}{2D_u D_v} \right]$$

où $\Delta = (f_u D_v + g_v D_u)^2 - 4D_u D_v \det(J)$.

Or les valeurs propres de la matrice laplacienne du système sont toutes négatives et réelles par hypothèse ($\Lambda^\alpha \in \mathbb{R}^-$). Nous savons donc que les inégalités suivantes sont vérifiées :

1. $f_u D_v + g_v D_u > 0$
2. $(f_u D_v + g_v D_u)^2 - 4D_u D_v \det(J) > 0$

Par l'hypothèse de stabilité du système homogène, $f_u + g_v < 0$. Si nous faisons l'hypothèse que $f_u > 0$ et $g_v < 0$, nous avons $\left| \frac{f_u}{g_v} \right| < 1$. Alors la condition 1 devient

$$\begin{aligned} f_u D_v + g_v D_u > 0 &\Leftrightarrow f_u D_v > -g_v D_u \\ &\Leftrightarrow 1 > \left| \frac{f_u}{g_v} \right| > \left| \frac{D_u}{D_v} \right| \\ &\Leftrightarrow |D_v| > |D_u| \\ &\Leftrightarrow D_v > D_u \end{aligned}$$

L'activateur doit diffuser plus lentement que l'inhibiteur pour que les instabilités de Turing existent. Cependant, cette condition sur les coefficients de diffusion est nécessaire mais pas suffisante. Notons le rapport entre les mobilités diffusionnelles $D \in \mathbb{R}$:

$$D = \frac{D_v}{D_u}$$

Pour déterminer la valeur D_{critique} pour laquelle nous avons des instabilités de Turing, nous allons étudier l'équation $\lambda_\alpha(\Lambda^\alpha) = 0$ comme fonction de D . Nous faisons les hypothèses que les signes des dérivées partielles des fonctions f et g vérifient : $f_u > 0$, $f_v < 0$, $g_u > 0$ et $g_v < 0$. Dans ce cas,

$$D_{\text{critique}} = \frac{f_u g_v - 2f_v g_u + 2\sqrt{f_v g_u (f_v g_u - f_u g_v)}}{f_u^2} \quad (4.16)$$

Pour un coefficient de diffusion D_u de l'activateur fixé, la valeur propre critique de la matrice laplacienne L correspondante, soit $\Lambda_{\text{critique}}^\alpha$, est donnée par

$$\Lambda_{\text{critique}}^\alpha = \frac{(f_u - g_v)D_{\text{critique}} - \sqrt{|f_v| g_u D_{\text{critique}}}(D_{\text{critique}} + 1)}{D_u D_{\text{critique}}(D_{\text{critique}} - 1)} \quad (4.17)$$

Nous allons maintenant illustrer la généralisation de la théorie mise en place par les auteurs Nakao et Mikhailov [24] par des exemples.

Illustrations et exemples

Afin d'avoir des instabilités de Turing, nous nous plaçons dans le cas $f_u > 0$ et $g_v < 0$ pour lequel l'inhibiteur doit diffuser plus vite que l'activateur : $D_v > D_u$. Nous traçons tout d'abord la relation de dispersion maximale λ_α donnée par l'expression (4.14) en fonction des valeurs propres Λ^α de la matrice laplacienne du réseau pour différents rapports des coefficients de diffusion. Nous fixons le coefficient de diffusion de l'activateur à $D_u = 0.12$ et nous faisons varier le coefficient de diffusion de l'inhibiteur : $D_v \in \{1.3; 1.6; 1.9; 2.6; 3.1; 3.6; 4.1; 4.6\}$. Les espèces interagissent selon le modèle de Mimura-Murray (détails dans l'annexe A). Les paramètres $a = 35$, $b = 16$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$ sont fixés. Ils permettent d'avoir un équilibre homogène $(\hat{u}, \hat{v}) = (5, 10)$ stable. Ce choix de paramètres donne les valeurs des dérivées partielles du système homogène suivantes :

$$\begin{aligned} f_u &= 3.33 \\ f_v &= -5 \\ g_u &= 10 \\ g_v &= -4 \end{aligned}$$

La valeur critique prise par le rapport des coefficients de diffusion est alors $D_{\text{critique}} = 15.51$ (par la formule (4.16) et car $f_u > 0$, $f_v < 0$, $g_u > 0$ et $g_v < 0$ par hypothèse). Le réseau d'interaction est créé par la méthode de Watts-Strogatz (explications dans la section 4.2), avec une probabilité de déplacer un lien de $p = 0.8$. Il contient $N = 100$ nœuds de degré $k = 2$. La figure 4.2 donne les relations de dispersion maximales pour les différents rapports des coefficients dans le cas discret que nous étudions (points) et dans le cas continu associé (traits continus). La relation de dispersion du cas continu est obtenue en remplaçant les valeurs propres Λ^α par $-k^2$, \vec{k} étant le vecteur d'onde, qui prend des valeurs continues. Il est possible d'obtenir l'équation de la relation de dispersion continue en reprenant les développements faits pour l'analyse des dynamiques de diffusion dans un domaine continu en dimension 2 dans le chapitre 3. Pour ce faire, il faut annuler les coefficients de diffusion D_2 et D_4 . Plus de détails sur la façon d'obtenir ce résultat se trouvent dans l'article [24].

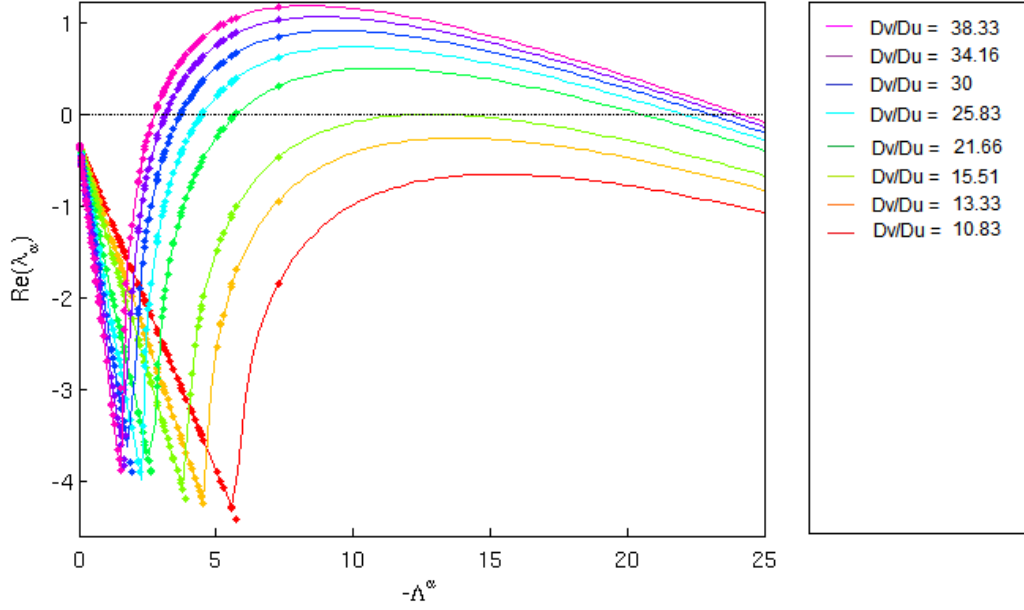


FIGURE 4.2 – Relation de dispersion λ_α à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres Λ^α de la matrice laplacienne associée au réseau, $\forall \alpha = 1, \dots, N$; et pour les coefficients de diffusion $D_u = 0.12$ et $D_v \in \{1.3; 1.6; 1.9; 2.6; 3.1; 3.6; 4.1; 4.6\}$. Les points correspondent à la relation de dispersion λ_α en fonction des valeurs propres de la matrice laplacienne du réseau dans le cas discret. Les traits continus donnent les valeurs de la relation de dispersion dans le cas continu. Le système non-homogène est instable si le ratio $D = \frac{D_v}{D_u}$ est supérieur à $D_{\text{critique}} = 15.51$.

Ensuite, nous sélectionnons les coefficients $D_u = 0.12$ et $D_v = 4.6$ donnant le rapport $D = 38.33 > 15.51 = D_{\text{critique}}$ afin d'analyser l'évolution des concentrations en chaque nœud pour les deux espèces. La théorie présentée précédemment nous permet de conclure que les instabilités de Turing existent. La figure 4.3a confirme que $\exists \Lambda^\alpha$ telle que $\text{Re}(\lambda_\alpha(\Lambda^\alpha)) > 0$ ($\alpha = 1, \dots, N$). Les concentrations évoluent durant un temps fini puis se stabilisent. La figure 4.3b montre que les concentrations des deux espèces, en tout nœud, se sont stabilisées d'après les tests numériques. Elles sont réparties en deux groupes, pour chaque espèce : les concentrations supérieures aux concentrations de l'équilibre homogène $(\hat{u}, \hat{v}) = (5, 10)$ et les concentrations qui leur sont inférieures. Nous disons dans ce cas que les concentrations déterminent des motifs. La méthode d'intégration numérique utilisée est *Runge Kutta 4*, pour un pas de temps 10^{-3} . Les concentrations initiales des espèces en tout nœud du réseau ($i = 1, \dots, N$) vérifient $(u_{i0}, v_{i0}) = (\hat{u}, \hat{v}) + (\epsilon_i, \xi_i)$, où ϵ_i et ξ_i sont aléatoirement distribués de façon uniforme dans l'intervalle $[-0.5 \times 10^{-8}; 0.5 \times 10^{-8}]$.

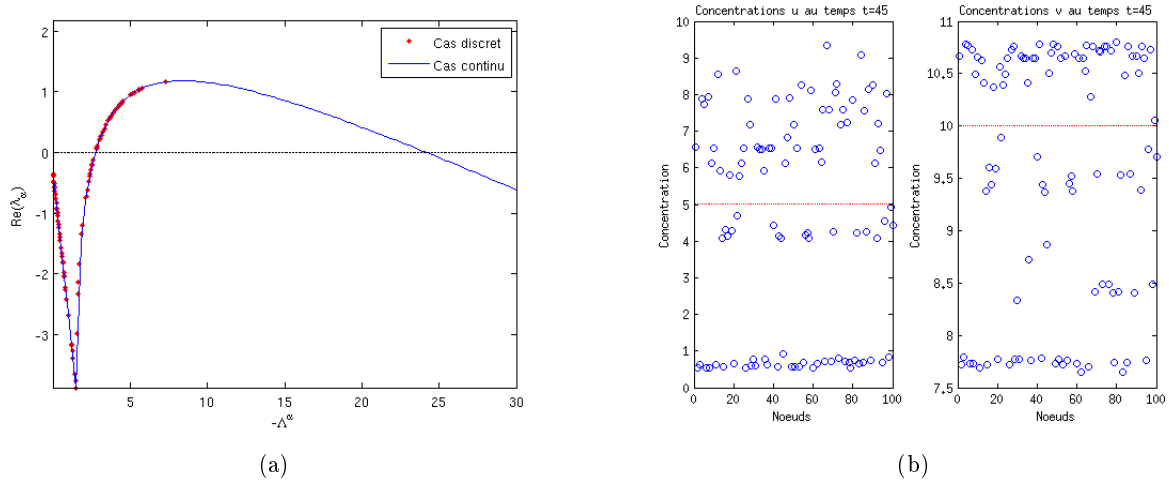


FIGURE 4.3 – (a) Graph de la relation de dispersion λ_α maximale en fonction des valeurs propres Λ^α de la matrice laplacienne associée au réseau, pour $\alpha = 1, \dots, N$, pour les coefficients de diffusion $D_u = 0.12$ et $D_v = 4.6$. Le graphique montre bien que $\exists \Lambda^\alpha$ telle que $Re(\lambda_\alpha(\Lambda^\alpha)) > 0$. Les points rouges donnent la relation de dispersion λ_α en fonction des valeurs propres de la matrice laplacienne du réseau, soient Λ^α . La courbe bleue donne la relation de dispersion dans le cas continu. (b) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite), en tout nœud $i = 1, \dots, N$, se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 5$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 10$ pour l'espèce v .

Remarque :

Nous avons analysé la théorie développée par Nakao et Mikhailov [24] dans cette sous-section. Notre théorie est plus générale car elle est applicable à tout type de réseau, et non plus seulement à des réseaux aléatoires. Cependant, maintenant, nous voudrions tenir compte des symétries éventuelles dans les réseaux. La théorie développée dans la sous-section 4.3.1 ne permet pas de faire cela aisément. Nous allons donc considérer un cas particulier de réseaux en dimension d où les espèces peuvent diffuser selon les d directions indépendantes et de façon symétrique. Pour faire cela, nous généralisons le réseau de type *lattice* (qui peut être vu comme le produit cartésien de deux réseaux anneaux) au produit cartésien de réseaux créés par la méthode de Watts-Strogatz. Les connexions sont alors symétriques dans chacune des directions indépendantes.

4.3.2 Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau de dimension d avec symétrie

Cette sous-section traite de la généralisation de l'analyse des dynamiques de diffusion de l'article de Nakao et Mikhailov [24], dont les résultats principaux se trouvent dans la section 4.3.1, à un cas particulier de réseau. Nous considérons des réseaux de dimension $d \in \mathbb{N}_0$ admettant des symétries. Dans ce type de réseau, nous imposons que les espèces ne peuvent se déplacer que selon les d directions indépendantes. Bien évidemment, les coefficients de diffusion dans les différentes directions peuvent être distincts. Dans cette section, nous analysons plus particulièrement un réseau en dimension 2 sur lequel l'activateur et l'inhibiteur peuvent uniquement diffuser selon les directions verticale et horizontale, chacune symétrique. Nous choisissons pour cela un réseau où les nœuds sont ordonnés comme sur une grille. Ce genre de réseau s'appelle en littérature le *réseau en grille*. La structure du système

est différente car il faut déterminer les connexions horizontales et verticales entre les nœuds, sachant qu'elles seront symétriques selon la direction et sachant qu'une espèce sur un nœud de la grille ne peut se déplacer que dans la direction verticale ou horizontale dans laquelle elle se trouve. Elle peut diffuser à un nœud voisin direct ou à un nœud plus lointain dans la topologie de la grille tout en restant proche si on ne prête pas attention à la structure du maillage, avec une probabilité plus faible. Mais elle ne peut en aucun cas diffuser en « diagonale ». Afin que les connexions entre les nœuds du réseau soient symétriques selon la direction, généralisons le réseau régulier (*lattice*) à un produit cartésien de réseaux de type Watts-Strogatz pour les deux directions indépendantes (voir figure 4.4).

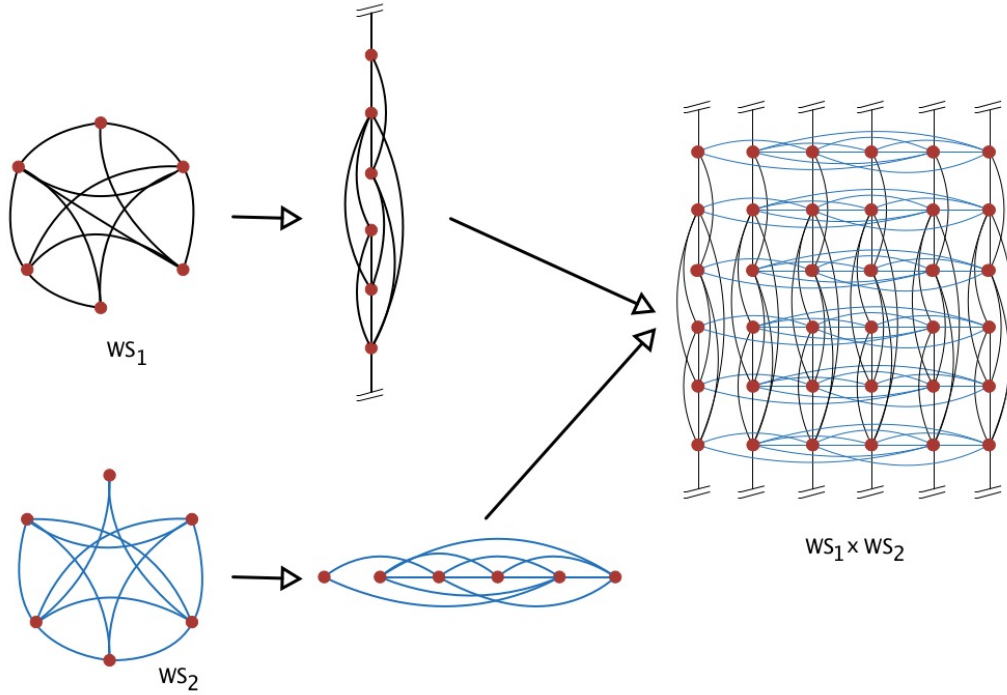


FIGURE 4.4 – Construction d'un réseau en deux dimensions, admettant des symétries, par le produit cartésien de deux réseaux de type Watt-Strogatz, notés WS_1 et WS_2 .

Ce cas de diffusion sur un réseau en deux dimensions avec symétrie est similaire au cas de diffusion sur un domaine continu de dimension 2 développé dans le chapitre 3. Les espèces qui diffusaient selon les directions x et y dans le domaine continu diffusent à présent selon les directions indépendantes verticale et horizontale dans le réseau. Les modes continus peuvent être assimilés aux valeurs propres discrètes des laplaciens déterminant les connexions horizontales et verticales. Celles-ci existent donc en nombre fini et c'est cela qui fait la grande différence dans la détermination des instabilités de Turing. Les motifs qui n'étaient pas visibles dans le cas continu le sont dans le cas discret.

Nous donnons dans cette sous-section les hypothèses, le modèle, l'analyse de la stabilité du système spatial complet et quelques illustrations pour des valeurs différentes des coefficients diffusionnels.

Hypothèses du modèle

1. Le réseau est connecté, non-dirigé et peut être pondéré. Il contient N^2 nœuds.
2. L'espèce u diffuse avec un coefficient de diffusion D_1 dans la direction verticale et avec un coefficient de diffusion D_2 dans la direction horizontale. L'espèce v diffuse avec un coefficient de

diffusion D_3 dans la direction verticale et avec un coefficient de diffusion D_4 dans la direction horizontale. Les mobilités diffusionnelles des espèces dans un réseau sont généralement différentes et vérifient $D_k \in \mathbb{R}^+$, $\forall k = 1, 2, 3, 4$.

3. La concentration de l'espèce u (respectivement l'espèce v) au nœud (i, j) du réseau se note u_{ij} (respectivement v_{ij}), $\forall i, j = 1, \dots, N$. Nous préférons indexer les nœuds avec un double indice (i, j) plutôt qu'avec un seul indice $l = 1, \dots, N^2$. Cela permettra de résoudre le problème de la sous-section précédente en tenant compte des symétries dans les deux directions indépendantes. Cela permettra également une analyse plus simple des instabilités de Turing en fonction des valeurs propres des laplaciens associés aux réseaux dans les deux directions par la suite.
4. Les dynamiques locales des deux espèces u et v sont déterminées par les fonctions $f(u, v)$ et $g(u, v)$ respectivement.

Notons $J \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ la jacobienne du système homogène :

$$J = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}$$

où $f_u = \partial f / \partial u |_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $f_v = \partial f / \partial v |_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $g_u = \partial g / \partial u |_{(\hat{u}, \hat{v})}$ et $g_v = \partial g / \partial v |_{(\hat{u}, \hat{v})}$; (\hat{u}, \hat{v}) est l'équilibre du système homogène, sans la diffusion. Il vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = 0$ et $g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$. Afin de pouvoir étudier les instabilités de Turing, rappelons qu'il faut que l'équilibre homogène soit stable en absence de diffusion. Il doit donc vérifier $\det(J) = f_u g_v - g_u f_v > 0$ et $\text{tr}(J) = f_u + g_v < 0$.

5. La topologie du réseau est déterminée par deux matrices d'adjacence $W^1, W^2 \in \mathbb{R}^{N \times N}$ pour les directions verticale et horizontale respectivement. Leurs éléments vérifient, $\forall i, g, j = 1, \dots, N$ ($i \neq g$),

$$W_{ig}^1 = \begin{cases} 1 & \text{si le nœud } (i, j) \text{ est connecté au nœud } (g, j) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

$$W_{ig}^2 = \begin{cases} 1 & \text{si le nœud } (j, i) \text{ est connecté au nœud } (j, g) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

L'intérêt d'avoir deux matrices est de permettre que les nœuds du réseau puissent être liés de manière symétrique et différente selon les directions indépendantes verticale et horizontale. Un nœud pourra être uniquement lié à un nœud se trouvant sur la même ligne horizontale ou verticale du maillage.

6. Le transport par diffusion des espèces vers un nœud (i, j) dans la direction verticale est donné par la somme des flux allant vers ce nœud (i, j) à partir des autres nœuds (g, j) qui lui sont adjacents ($\forall g \neq i$). Par la loi de Fick [24], ces flux sont proportionnels à la différence de la concentration entre ces nœuds. Le flux de diffusion de l'espèce u vers le nœud (i, j) dans la direction verticale peut être exprimé comme

$$\sum_{g=1}^N L_{ig}^1 u_{gj} = \sum_{g=1}^N W_{ig}^1 (u_{gj} - u_{ij}) \quad \forall i, j = 1, \dots, N.$$

Il en va de même pour l'espèce v :

$$\sum_{g=1}^N L_{ig}^1 v_{gj} = \sum_{g=1}^N W_{ig}^1 (v_{gj} - v_{ij}) \quad \forall i, j = 1, \dots, N$$

où L^1 est la matrice laplacienne du système (voir définition 4.1.6) calculée en utilisant la matrice d'adjacence W^1 déterminant les connexions verticales du réseau.

Le transport par diffusion des espèces vers un nœud (i, j) dans la direction horizontale est donné par la somme des flux allant vers ce nœud (i, j) à partir des autres nœuds (i, g) qui lui sont adjacents ($\forall g \neq j$) et peut être exprimé comme

$$\sum_{g=1}^N L_{gj}^2 u_{ig} = \sum_{g=1}^N W_{gj}^2 (u_{ig} - u_{ij}) \quad \forall i, j = 1, \dots, N.$$

Il en va de même pour l'espèce v :

$$\sum_{g=1}^N L_{gj}^2 v_{ig} = \sum_{g=1}^N W_{gj}^2 (v_{ig} - v_{ij}) \quad \forall i, j = 1, \dots, N$$

où L^2 est la matrice laplacienne du système (voir définition 4.1.6) calculée en utilisant la matrice d'adjacence W^2 déterminant les connexions horizontales.

7. La relation entre les valeurs propres et les vecteurs propres pour chaque matrice laplacienne, L^1 et L^2 , est donnée par

$$\sum_{g=1}^N L_{hg}^s \phi_g^{s, \alpha_s} = \Lambda^{s, \alpha_s} \phi_h^{s, \alpha_s} \quad \forall h = 1, \dots, N, \quad \forall s = 1, 2; \quad \forall \alpha_s = 1, \dots, N \quad (4.18)$$

où les N valeurs propres des matrices L^1 et L^2 sont données par le vecteur ligne $\Lambda^s \in \mathbb{R}^{1 \times N}$ suivant :

$$\Lambda^s = (\Lambda^{s,1}, \dots, \Lambda^{s,N}) \quad \forall s = 1, 2. \quad (4.19)$$

Chaque valeur propre Λ^{s, α_s} est associée à un vecteur propre $\phi^{s, \alpha_s} \in \mathbb{R}^{N \times 1}$:

$$\phi^{\alpha_s} = (\phi_1^{s, \alpha_s}, \dots, \phi_N^{s, \alpha_s})^T \quad \forall s = 1, 2; \quad \forall \alpha_s = 1, \dots, N. \quad (4.20)$$

Rappelons que les valeurs propres d'une matrice laplacienne sont réelles et non-positives tandis que les vecteurs propres sont orthonormaux.

Modèle

Nous allons donner maintenant le modèle décrivant l'évolution des concentrations de l'activateur et de l'inhibiteur en tout nœud (i, j) du réseau ($i, j = 1, \dots, N$) en considérant les hypothèses données dans la sous-section précédente. Les variables u_{ij} et v_{ij} représentent les concentrations respectives des espèces u et v au nœud (i, j) considéré :

$$\begin{cases} u_{ij}(t) &= f(u_{ij}(t), v_{ij}(t)) + D_1 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 u_{gj}(t) + D_2 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 u_{ig}(t) & \forall i, j = 1, \dots, N, \quad \forall t > 0 \\ v_{ij}(t) &= g(u_{ij}(t), v_{ij}(t)) + D_3 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 v_{gj}(t) + D_4 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 v_{ig}(t) & \forall i, j = 1, \dots, N, \quad \forall t > 0 \end{cases} \quad (4.21)$$

Ce système est associé aux conditions initiales

$$\begin{cases} u_{ij}(0) &= u_{ij,0} & \forall i, j = 1, \dots, N \\ v_{ij}(0) &= v_{ij,0} & \forall i, j = 1, \dots, N \end{cases}$$

où $u_{ij,0}$ et $v_{ij,0}$ représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud (i, j) , $i, j = 1, \dots, N$.

Par la suite, nous omettrons la dépendance par rapport au temps afin de simplifier les écritures.

Analyse des instabilités de Turing

Nous allons analyser dans cette partie la stabilité linéaire du système (4.21). Notons $(\widehat{u}_{ij}, \widehat{v}_{ij}) = (\hat{u}, \hat{v})$ l'équilibre du système ($\forall i, j = 1, \dots, N$). Celui-ci vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$. Rappelons que l'équilibre homogène doit également être stable. Afin de déterminer les conditions pour que l'équilibre spatial soit instable, nous allons le perturber la façon suivante :

$$\begin{cases} u_{ij} &= \hat{u} + \delta u_{ij} & \forall i, j = 1, \dots, N \\ v_{ij} &= \hat{v} + \delta v_{ij} & \forall i, j = 1, \dots, N \end{cases}$$

où $|\delta u_{ij}| \ll 1$ et $|\delta v_{ij}| \ll 1$. Ces « petites perturbations » dépendent des coordonnées spatiales et temporelle.

Le système linéarisé pour tout nœud (i, j) , $i, j = 1, \dots, N$, est

$$\begin{cases} \delta \dot{u}_{ij} &= f_u \delta u_{ij} + f_v \delta v_{ij} + D_1 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \delta u_{gj} + D_2 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \delta u_{ig} \\ \delta \dot{v}_{ij} &= g_u \delta u_{ij} + g_v \delta v_{ij} + D_3 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \delta v_{gj} + D_4 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \delta v_{ig} \end{cases} \quad (4.22)$$

Nous étendons ensuite les perturbation δu_{ij} et δv_{ij} sur la base de dimension $N \times N$ obtenue en multipliant chaque vecteur propre du laplacien L_1 par chaque vecteur propre du laplacien L_2 . Cette opération est possible car les directions horizontale et verticale, que définissent les deux sous-réseaux sur lesquels les matrices laplaciennes L_1 et L_2 agissent, sont indépendantes. Nous formulons alors l'extension des perturbations comme

$$\begin{cases} \delta u_{ij} &= \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \delta v_{ij} &= \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \end{cases}$$

Le terme $\sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \delta u_{gj}$ du système linéarisé (4.22) peut alors se réécrire comme

$$\sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \delta u_{gj} = \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \phi_g^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \quad (4.23)$$

$$= \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{1, \alpha_1} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \quad (4.24)$$

Le terme $\sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \delta u_{ig}$ du système linéarisé (4.22) peut également se réécrire comme

$$\sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \delta u_{ig} = \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_g^{2, \alpha_2} \quad (4.25)$$

$$= \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \sum_{g=1}^N L_{jg}^2 \phi_g^{2, \alpha_2} \phi_i^{1, \alpha_1} \quad (4.26)$$

$$= \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{2, \alpha_2} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \quad (4.27)$$

Le passage de la ligne (4.25) à la ligne (4.26) est permis par le fait que la matrice laplacienne est symétrique. L'utilisation de la relation entre les valeurs propres et les vecteurs propres (4.18) permet le passage de la ligne (4.26) à la ligne (4.27). Ces mêmes processus de calcul permettent de ré-exprimer les termes $\sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \delta v_{gj}$ et $\sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \delta v_{ig}$ du système linéarisé (4.22), pour la seconde espèce :

$$\sum_{g=1}^N L_{ig}^1 \delta v_{gj} = \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{1, \alpha_1} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \quad (4.28)$$

$$\sum_{g=1}^N L_{gj}^2 \delta v_{ig} = \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{2, \alpha_2} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \quad (4.29)$$

La clarification de ces expressions permet de réécrire de système (4.22) dans la base des vecteurs propres :

$$\left\{ \begin{array}{l} \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} = f_u \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \quad + f_v \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \quad + D_1 \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{1, \alpha_1} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \quad + D_2 \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{2, \alpha_2} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} = g_u \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N C_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \quad + g_v \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \quad + D_3 \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{1, \alpha_1} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \\ \quad + D_4 \sum_{\alpha_1, \alpha_2=1}^N E_{\alpha_1, \alpha_2} e^{\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} t} \Lambda^{2, \alpha_2} \phi_i^{1, \alpha_1} \phi_j^{2, \alpha_2} \end{array} \right. \quad (4.30)$$

Il est possible de réécrire le système (4.30) sous forme matricielle, $\forall \alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$, donnant N^2 systèmes linéairement indépendants :

$$\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} \begin{pmatrix} C_{\alpha_1, \alpha_2} \\ E_{\alpha_1, \alpha_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_u + D_1 \Lambda^{1, \alpha_1} + D_2 \Lambda^{2, \alpha_2} & f_v \\ g_u & g_v + D_3 \Lambda^{1, \alpha_1} + D_4 \Lambda^{2, \alpha_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_{\alpha_1, \alpha_2} \\ E_{\alpha_1, \alpha_2} \end{pmatrix} \quad (4.31)$$

À partir de ces systèmes linéairement indépendants, nous pouvons déterminer la stabilité du réseau. Pour cela, il faut analyser les N^2 valeurs propres $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ associées à (4.31). Si elles sont toutes à partie réelle négative, la solution homogène sera également stable pour le système spatial complet. Par contre, si certaines valeurs propres sont à partie réelle positive ou nulle et que la solution homogène du système est stable, la solution non-homogène sera instable au sens de Turing. Donc des motifs pourront se former et évoluer au cours du temps.

Remarque :

Le problème aux valeurs propres (4.31) dans le cas discret est similaire au problème (3.10) du cas continu. Les modes continus $-k_x^2$ et $-k_y^2$ ont été remplacés par les valeurs propres des laplaciens déterminant les connexions verticales et horizontales, soient Λ^{2, α_2} et Λ^{1, α_1} respectivement ($\forall \alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$). Cela veut dire que là où les modes admissibles étaient infinis, ne permettant pas de développer des instabilités de Turing, l'ensemble des valeurs propres des laplaciens donnant une relation de dispersion à partie réelle strictement positive sera toujours fini, permettant d'engendrer ces instabilités.

Notons $\tilde{J} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ la matrice

$$\tilde{J} = \begin{pmatrix} f_u + D_1 \Lambda^{1, \alpha_1} + D_2 \Lambda^{2, \alpha_2} & f_v \\ g_u & g_v + D_3 \Lambda^{1, \alpha_1} + D_4 \Lambda^{2, \alpha_2} \end{pmatrix}$$

La relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} = \lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})$ associée au problème aux valeurs propres (4.31) doit vérifier le polynôme caractéristique donné par

$$\begin{aligned}
& \det(\tilde{J} - \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} I) = 0 \\
& \Leftrightarrow \begin{vmatrix} f_u + D_1 \Lambda^{1, \alpha_1} + D_2 \Lambda^{2, \alpha_2} - \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} & f_v \\ g_u & g_v + D_3 \Lambda^{1, \alpha_1} + D_4 \Lambda^{2, \alpha_2} - \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} \end{vmatrix} = 0 \\
& \Leftrightarrow \lambda_{\alpha_1, \alpha_2}^2 - F(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}) \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} + H(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}) = 0 \\
& \Leftrightarrow \lambda_{\alpha_1, \alpha_2} = \frac{F(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}) \pm \sqrt{F^2(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}) - 4H(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})}}{2}
\end{aligned}$$

$$\text{où } F(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}) = \text{tr}(J) + \Lambda^{1, \alpha_1}(D_1 + D_3) + \Lambda^{2, \alpha_1}(D_2 + D_4)$$

$$\begin{aligned}
H(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}) = & \det(J) + \Lambda^{1, \alpha_1}(D_1 g_v + D_3 f_u) + \Lambda^{2, \alpha_2}(D_2 g_v + D_4 f_u) + \Lambda^{1, \alpha_1} \Lambda^{1, \alpha_1} D_1 D_3 \\
& + \Lambda^{1, \alpha_1} \Lambda^{2, \alpha_2}(D_1 D_4 + D_2 D_3) + \Lambda^{2, \alpha_2} \Lambda^{2, \alpha_2} D_2 D_4.
\end{aligned}$$

Remarquons que le terme $F(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})$ sera toujours strictement négatif vu que $\text{tr}(J) < 0$, $\Lambda^{1, \alpha_1} \leq 0$ et $\Lambda^{2, \alpha_2} \leq 0$, $\forall \alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$. Les coefficients de diffusion ont été choisis strictement positifs. Il existe des instabilités de Turing dans le réseau si $\exists \Lambda^{1, \alpha_1}$ et si $\exists \Lambda^{2, \alpha_2}$ tels que

$$\text{Re}(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) > 0.$$

Après cette partie plus théorique, nous avons choisi d'illustrer nos résultats en considérant que les espèces interagissent selon le modèle de Mimura-Murray (détails dans l'annexe A). Nous ferons varier ses paramètres et déterminerons la région permettant d'avoir des instabilités de Turing afin de garantir que les concentrations de l'activateur et de l'inhibiteur évoluent durant un temps fini puis se stabilisent à un équilibre différent de l'équilibre homogène, déterminant ce que nous appellerons des motifs.

Nous traitons deux cas différents. Ceux-ci sont similaires aux cas traités dans le chapitre 3, où le domaine était continu. Tout d'abord, nous illustrons l'analyse de Turing lorsque les 4 coefficients de diffusion sont tous différents et strictement positifs. Ensuite, nous analysons les instabilités de Turing si les espèces diffusent dans des directions indépendantes : l'espèce u ne diffuse que dans la direction verticale et l'espèce v ne diffuse que dans la direction horizontale. Dans ces différents cas, le réseau en grille a été créé par la méthode de Watts-Strogatz (explications dans la section 4.2). Les connexions symétriques entre les liens horizontaux et verticaux sont déterminées par deux matrices d'adjacence différentes. Les deux sous-réseaux contiennent chacun $N = 100$ nœuds de degré $k = 2$. La probabilité de déplacer un lien dans le sous-réseau donnant les connexions verticales est $p = 0.8$. Cette probabilité vaut $p = 0.6$ dans le sous-réseau donnant les connexions horizontales. Ces probabilités non-nulles impliquent que les nœuds ne communiquent pas uniquement à leurs nœuds voisins proches mais peuvent aussi communiquer par « saut » à des voisins plus éloignés sur une même ligne horizontale ou verticale dans la topologie de la grille, mais tout en restant proches si nous ne tenons pas compte de la structure du réseau. Les espèces interagissent selon le modèle de Mimura-Murray, où les paramètres $a = 35$ et $d = \frac{2}{5}$ sont fixés.

A. Détermination des instabilités de Turing pour des coefficients de diffusion différents

Nous allons déterminer les instabilités de Turing en considérant $D_k > 0, \forall k = 1, 2, 3, 4$. Choisissons $D_1 = 0.12, D_2 = 0.16, D_3 = 3.1$ et $D_4 = 4.6$. Dans ce cas, le modèle d'interaction est le suivant

$$\begin{cases} \dot{u}_{ij} = f(u_{ij}, v_{ij}) + D_1 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 u_{gj} + D_2 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 u_{ig} & \forall i, j = 1, \dots, N, \forall t > 0 \\ \dot{v}_{ij} = g(u_{ij}, v_{ij}) + D_3 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 v_{gj} + D_4 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 v_{ig} & \forall i, j = 1, \dots, N, \forall t > 0 \end{cases}$$

Ce système est associé aux conditions initiales

$$\begin{cases} u_{ij}(0) = u_{ij,0} & \forall i, j = 1, \dots, N \\ v_{ij}(0) = v_{ij,0} & \forall i, j = 1, \dots, N \end{cases}$$

où $u_{ij,0}$ et $v_{ij,0}$ représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud $(i, j), i, j = 1, \dots, N$ et vérifient $(u_{ij,0}; v_{ij,0}) = (\hat{u}, \hat{v}) + (\epsilon_{ij}, \xi_{ij})$, où ϵ_{ij} et ξ_{ij} sont aléatoirement distribués de façon uniforme dans l'intervalle $[-0.5 \times 10^{-6}; 0.5 \times 10^{-6}]$.

La figure 4.5a donne les valeurs des paramètres b et c permettant d'avoir des instabilités des Turing, en tenant compte du fait que l'équilibre homogène doit être stable. Pour tester nos résultats, nous sélectionnons sur cette figure $b = 16$ et nous faisons varier le paramètre c entre 0 et 60. La figure 4.5b illustre cela. Trois régions différentes peuvent être distinguées :

- La **région bleue** représente les valeurs du paramètre c pour lesquelles des instabilités de Turing sont possibles. Dans ce cas, la solution homogène est stable et la solution spatiale est instable, permettant la formation de ce que nous appelons des motifs. Les concentrations des espèces en chaque nœud se répartissent en deux groupes : celles plus élevées que les valeurs d'équilibre pour chaque espèce et celles qui leur sont inférieures.
- La **région rouge** représente les valeurs de c telles que les solutions homogène et spatiale sont stables. Il n'y a pas de formation de motif dans ce cas et toutes les concentrations en tout nœud pour les deux espèces u et v convergent vers les équilibres homogènes \hat{u} et \hat{v} respectivement.
- La **région turquoise** donne les valeurs de c pour lesquelles l'équilibre homogène est instable. Nous ne testerons donc pas de résultat dans ce cas.

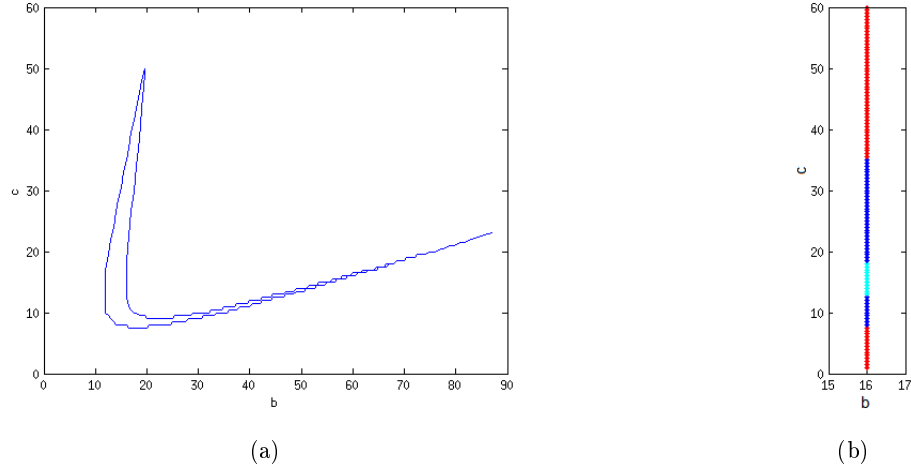


FIGURE 4.5 – (a) Couples (b, c) permettant d’avoir des instabilités de Turing quand $D_1 = 0.12$, $D_2 = 0.16$, $D_3 = 3.1$ et $D_4 = 4.6$.

(b) Variation du paramètre c lorsque $b = 16$.

Nous testerons 5 cas différents. Tout d’abord, nous choisirons trois valeurs de c donnant des instabilités de Turing (zone bleue) : une valeur dans le plus petit des intervalles et deux valeurs dans le plus grand (une valeur au début de l’intervalle et une autre à la fin). Nous montrerons que, même proche des bords des intervalles où les instabilités de Turing sont possibles, nous avons des motifs qui se forment et qui se stabilisent. Ensuite, nous sélectionnerons deux autres valeurs de c dans chacun des intervalles donnant un système stable (zone rouge). Pour chaque cas, nous présenterons quatre figures :

- La figure (a) représente les variations du paramètre c pour la valeur de b fixée. Une flèche indique dans quelle région nous vérifions les résultats et pour quelle valeur du paramètre c .
- La figure (b) représente les valeurs maximales prises par la relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2} = \lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})$ en fonction des valeurs propres des laplaciens des deux sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$). Pour une visualisation plus aisée des résultats, les valeurs de $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}) < 0$ ont été mises à 0 car, dans ce cas, le système non-homogène est stable.
- La figure (c) représente l’évolution des valeurs des concentrations maximales des espèces u et v au cours du temps. Dans le cas où les instabilités de Turing sont possibles, ces quantités varient puis se stabilisent. Dans le cas où les solutions homogène et spatiale sont stables, les concentrations maximales convergent vers l’équilibre homogène.
- La figure (d) illustre les concentrations stabilisées des espèces en tout nœud. Nous dirons qu’elles déterminent un motif dans le cas des instabilités de Turing. Elles n’en déterminent pas si les solutions homogène et spatial sont stables car elles sont stabilisées à l’équilibre homogène. La méthode d’intégration choisie est *Runge Kutta 4*, avec un pas de temps de 0.005.

Cas 1 : Instabilités de Turing $(b, c) = (16, 12)$

Nous sélectionnons le point $(b, c) = (16, 12)$ qui permet d'avoir des instabilités de Turing et nous vérifions que $\exists \Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2})) > 0$. La figure 4.6b confirme cette hypothèse importante et nous permet également de dire que les instabilités sont présentes si les espèces diffusent séparément juste dans une des deux directions horizontale et verticale. En résolvant le système d'équations donnant l'évolution des concentrations u et v , nous voyons apparaître des motifs qui se stabilisent. Les concentrations des espèces en chaque nœud (i, j) ($\forall i, j = 1, \dots, N$) se répartissent autour de l'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (3.67, 6.69)$, comme l'illustre la figure 4.6d. Les concentrations de l'activateur u semblent se départager en deux groupes bien distincts et de manière homogène parmi les nœuds. L'un avec des concentrations très élevées et l'autre avec des concentrations bien plus faibles. Par contre, les concentrations en tout nœud pour l'inhibiteur prennent des valeurs bien plus variées.

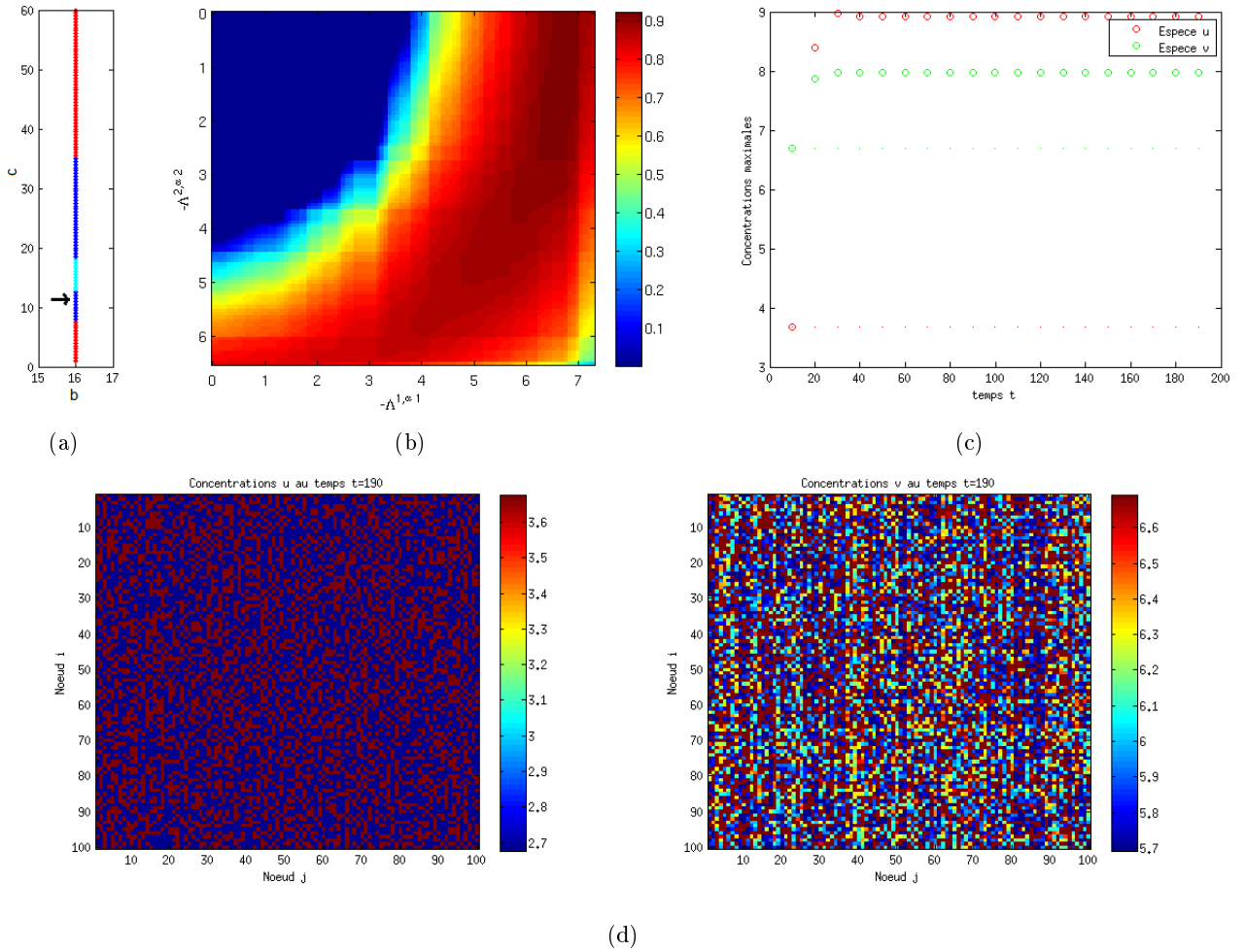


FIGURE 4.6 – (a) Sélection du couple $(b, c) = (16, 12)$ permettant d'avoir des instabilités de Turing.
 (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux sous-réseaux.
 (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce.
 (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 3.67$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 6.69$ pour l'espèce v .

Cas 2 : Instabilités de Turing $(b, c) = (16, 20)$

Ensuite nous sélectionnons le point $(b, c) = (16, 20)$, toujours dans la région d'instabilité de Turing, tout en étant très proche de la région turquoise où le système homogène est instable. La figure 4.7b confirme que $\exists \Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2})) > 0$. Encore une fois, les instabilités de Turing existent dans les deux cas limites où les espèces ne se déplacent que dans une des deux directions indépendantes. Les motifs formés sont illustrés par la figure 4.7d. Dans ce cas-ci, la plupart des concentrations de l'activateur se départagent également en deux groupes, l'un dont les concentrations sont très élevées et l'autre dont les concentrations sont très faibles. La majorité des concentrations de l'inhibiteur sont élevées, proches de la concentration d'équilibre $\hat{v} = 3.35$.

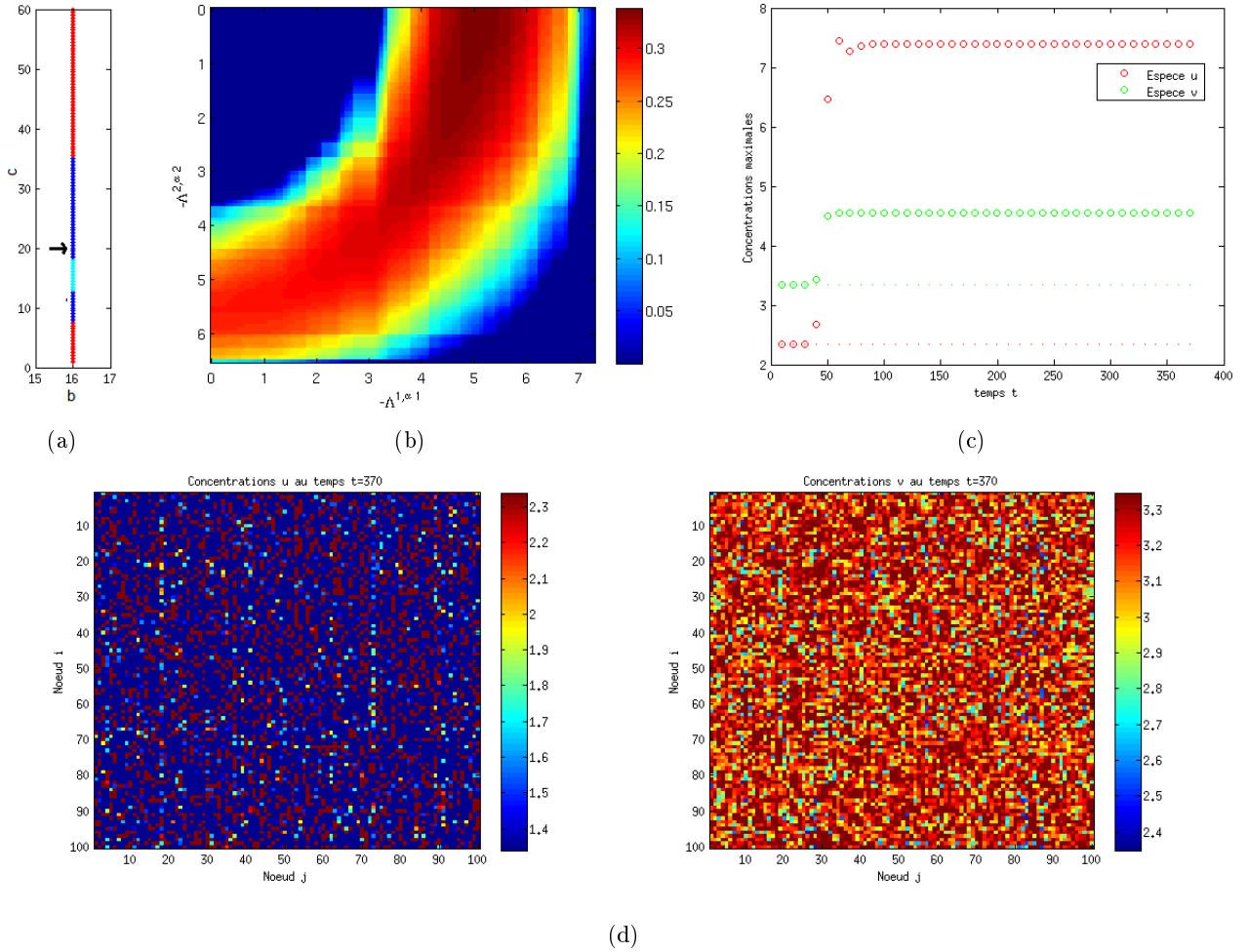


FIGURE 4.7 – (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée.

(b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\exists \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) > 0$.

(c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce.

(d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 2.34$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 3.35$ pour l'espèce v .

Cas 3 : Instabilités de Turing $(b, c) = (16, 34)$

Le dernier cas que nous analysons, permettant des instabilités de Turing, est $(b, c) = (16, 34)$. La figure 4.8b confirme que $\exists \Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2})) > 0$. Ce cas est plus particulier que les cas traités précédemment : les instabilités de Turing ne sont pas présentes dans le cas où l'activateur et l'inhibiteur ne se déplacent que dans la direction verticale (voir figure 4.9a). Par contre, elles le sont dans le système où les espèces ne diffusent que dans la direction horizontale (voir figure 4.9b). Le couplage des systèmes unidirectionnels permet néanmoins la formation de motifs. Ceci est illustré par la figure 4.8d. Nous observons que les concentrations sont organisées en lignes et non plus uniformément sur la grille. Ce phénomène a d'ailleurs souvent été observé quand les instabilités de Turing sont possibles quand les espèces diffusent toutes deux dans une direction mais qu'elles ne le sont pas si elles diffusent dans l'autre uniquement.

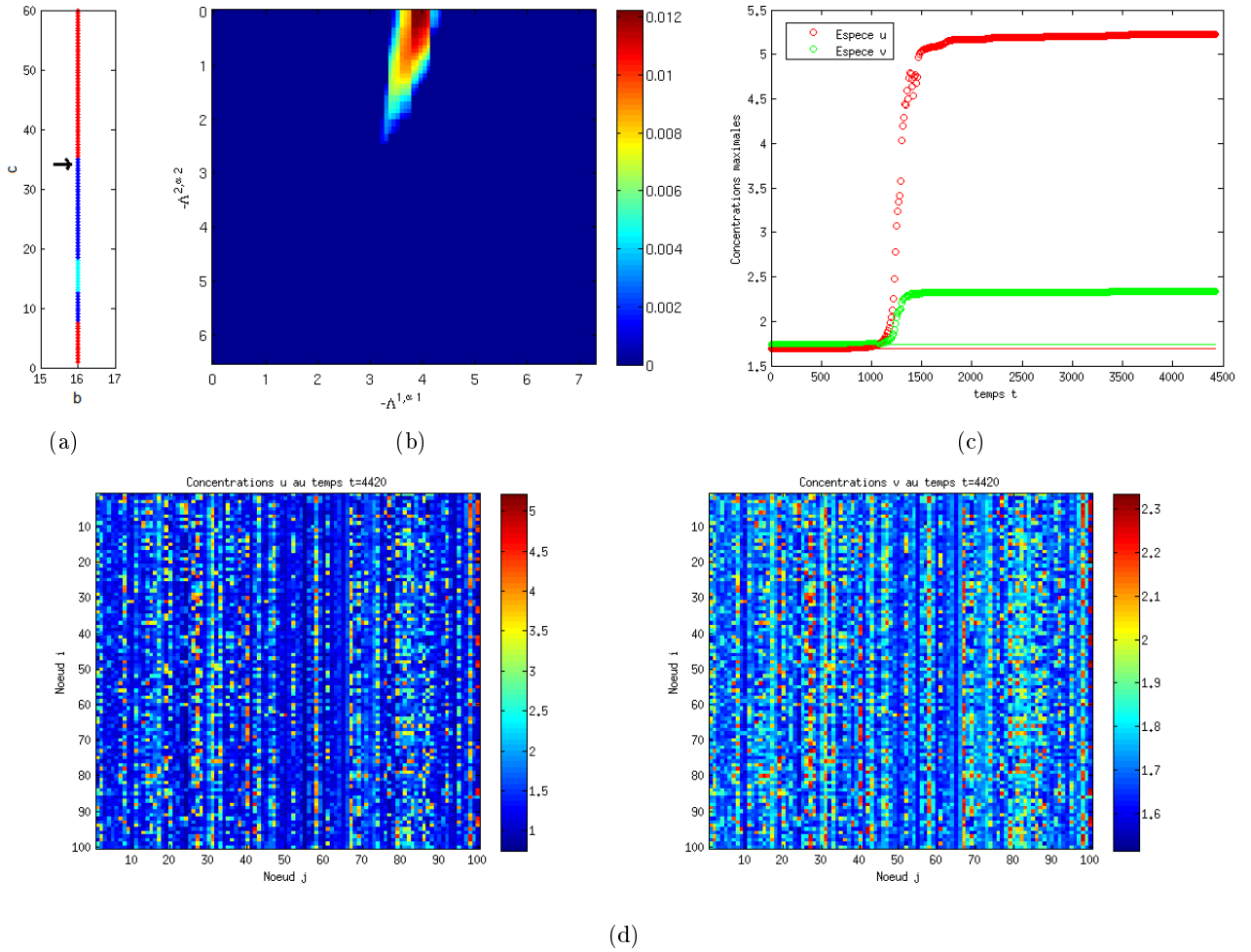


FIGURE 4.8 – (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée.

(b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$).

(c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce.

(d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 1.69$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 1.74$ pour l'espèce v .

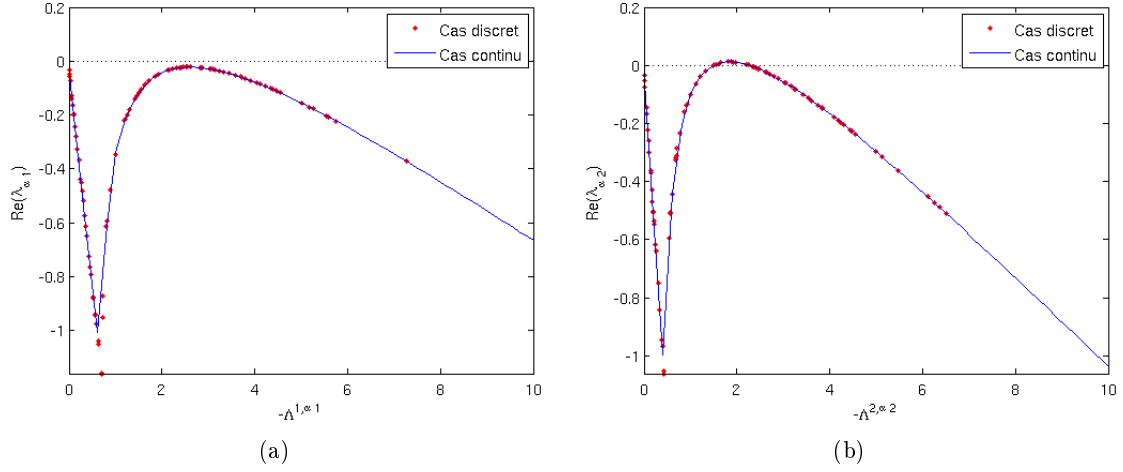


FIGURE 4.9 – Graphe de la relation de dispersion pour les cas discret (points rouges) et continu (trait continu bleu) en deux dimensions.

- (a) Les instabilités de Turing ne sont pas présentes dans le cas où l'activateur et l'inhibiteur ne diffusent que dans la direction verticale, dont la structure des liens est donnée par la matrice laplacienne L^1 .
- (b) Les instabilités de Turing existent dans le cas où les espèces ne diffusent que dans la direction horizontale, dont la structure des liens est donnée par la matrice laplacienne L^2 .

Cas 4 : Stabilité $(b, c) = (16, 5)$

Sélectionnons maintenant un point (b, c) en dehors de la zone d'instabilité de Turing : $(b, c) = (16, 5)$. Ce couple de paramètres permet d'avoir un équilibre homogène stable mais ne permet pas que le système complet, comprenant la diffusion, soit instable (voir figure 4.10b). Nous vérifions grâce à la figure 4.10d que les concentrations des deux espèces, en tout nœud, convergent vers les états d'équilibre, soit $\hat{u} = 8.86$ pour l'espèce u et soit $\hat{v} = 19.65$ pour l'espèce v .

Nous pouvons comparer ce cas à l'analyse des dynamiques de diffusion de deux espèces dans un domaine continu en deux dimensions, associé à ce cas discret et développé dans le chapitre 3. Ici, les valeurs des dérivées partielles f_u et g_v du système homogène sont $f_u = 3.05$ et $g_v = -7.86$. Le déterminant de la jacobienne du système homogène vaut 150.15. Les conditions pour avoir des instabilités de Turing quand les espèces se déplacent selon la direction verticale sont, pour rappel,

- (1. i) $f_u D_4 + g_v D_2 > 0$,
- (1. ii) $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4 D_2 D_4 \det(J) > 0$,

et les conditions pour avoir des instabilités de Turing quand les espèces diffusent selon la direction horizontale sont

- (2. i) $f_u D_3 + g_v D_1 > 0$,
- (2. ii) $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4 D_3 D_1 \det(J) > 0$.

Dans notre cas, les conditions (1. ii) et (2. ii) ne sont pas satisfaites. En effet,

$$(1. i) \quad f_u D_4 + g_v D_2 = 12.77$$

- (1. ii) $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4D_2 D_4 \det(J) = -278.82$
- (2. i) $f_u D_3 + g_v D_1 = 8.51$
- (2. ii) $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4D_3 D_1 \det(J) = -150.93$

Cela confirme qu'il n'est pas possible non plus d'avoir d'instabilités de Turing pour le système complet où les espèces diffusent dans toutes les directions quand les systèmes unidirectionnels n'en admettent pas.

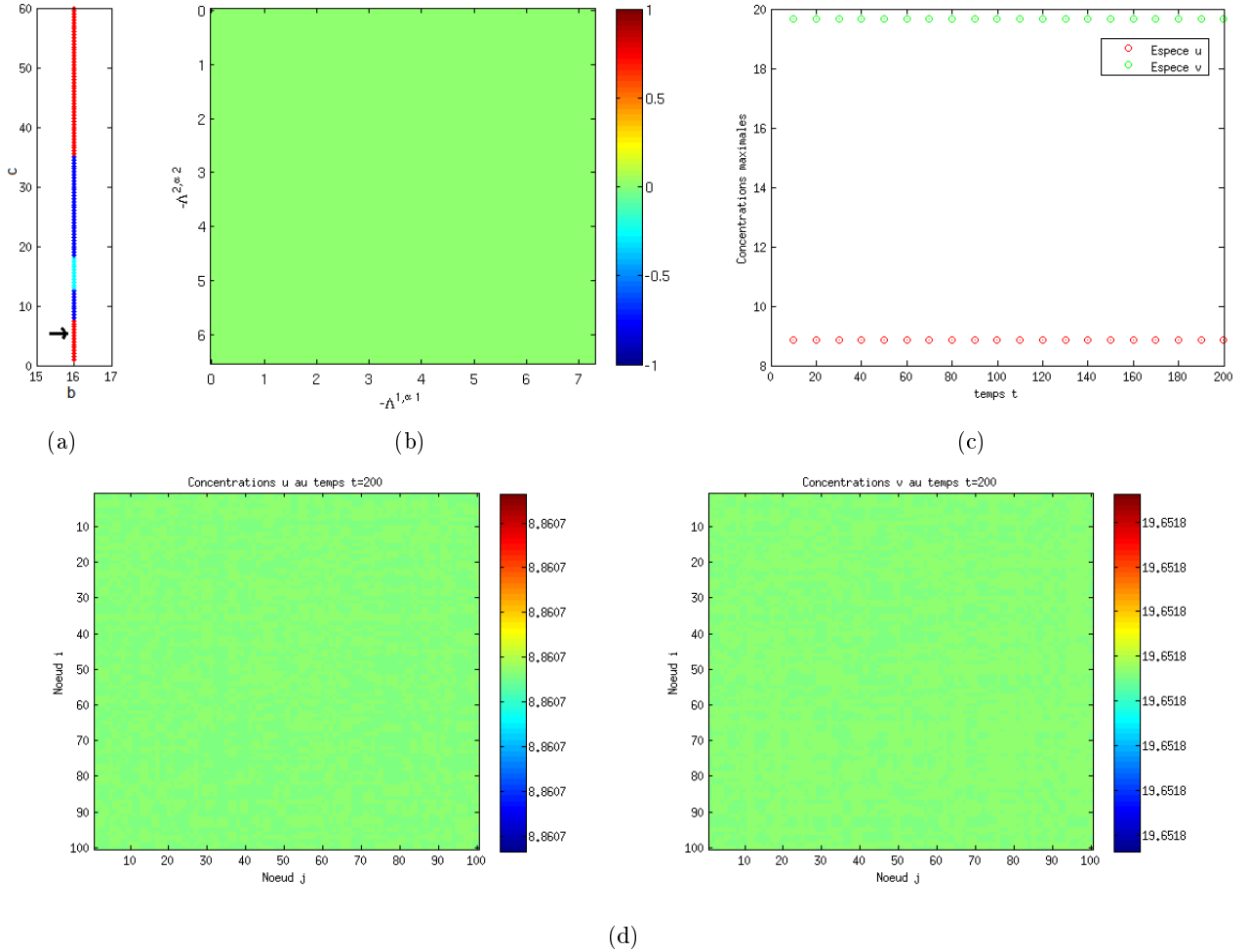


FIGURE 4.10 – (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée.
 (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$, on a $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$ lorsque $(b, c) = (16, 5)$.
 (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce.
 (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus mais ne déterminent pas de motif. Les concentrations se sont stabilisées en $\hat{u} = 8.86$ pour l'espèce u et en $\hat{v} = 19.65$ pour l'espèce v .

Cas 5 : Stabilité $(b, c) = (16, 45)$

Pour terminer, sélectionnons un point (b, c) dans la seconde zone de stabilité (zone rouge) : $(b, c) = (16, 45)$. La figure 4.11b confirme que le système non-homogène est stable. Nous vérifions grâce à la figure 4.11d que les concentrations des deux espèces, en tout nœud, convergent vers les états d'équilibre.

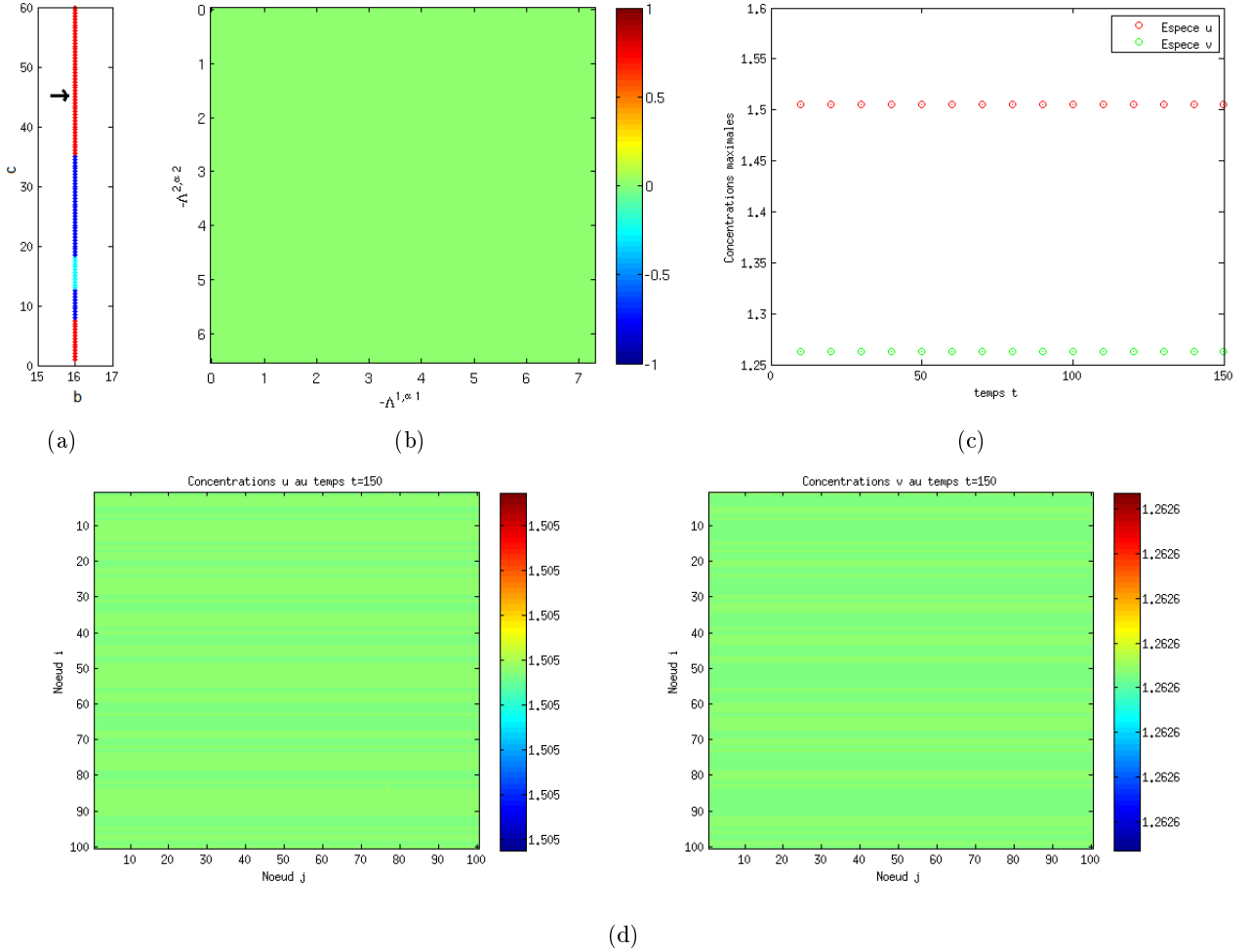


FIGURE 4.11 – (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée.
 (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$, on a $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$.
 (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce.
 (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus mais ne déterminent pas de motif. Les concentrations se sont stabilisées en $\hat{u} = 1.5$ pour l'espèce u et en $\hat{v} = 1.26$ pour l'espèce v .

Dans ce cas-ci, nous pouvons également montrer que les conditions pour avoir des instabilités de Turing pour chaque système unidirectionnel ne sont pas satisfaites. En effet, comme le déterminant du système homogène vaut 1.68, que $f_u = 0.43$ et que $g_v = -0.5$, les conditions d'instabilités deviennent

- (1. i) $f_u D_4 + g_v D_2 = 1.92$
- (1. ii) $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4D_2 D_4 \det(J) = -1.27$
- (2. i) $f_u D_3 + g_v D_1 = 1.29$
- (2. ii) $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4D_3 D_1 \det(J) = -0.84$

Les conditions (1. ii) et (2. ii) ne sont pas respectées.

B. Détermination des instabilités de Turing si l'espèce u ne diffuse que dans la direction verticale et si l'espèce v ne diffuse que dans la direction horizontale

Ce cas où l'activateur ne diffuse que dans la direction verticale et où l'inhibiteur ne diffuse que dans la direction horizontale implique que les coefficients de diffusion D_2 et D_3 valent 0. Le modèle étudié devient le suivant

$$\begin{cases} \dot{u}_{ij} = f(u_{ij}, v_{ij}) + D_1 \sum_{g=1}^N L_{ig}^1 u_{gj} & \forall i, j = 1, \dots, N, \forall t > 0 \\ \dot{v}_{ij} = g(u_{ij}, v_{ij}) + D_4 \sum_{g=1}^N L_{gj}^2 v_{ig} & \forall i, j = 1, \dots, N, \forall t > 0 \end{cases}$$

Ce système est associé aux conditions initiales

$$\begin{cases} u_{ij}(0) = u_{ij,0} & \forall i, j = 1, \dots, N \\ v_{ij}(0) = v_{ij,0} & \forall i, j = 1, \dots, N \end{cases}$$

où $u_{ij,0}$ et $v_{ij,0}$ représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud (i, j) , $i, j = 1, \dots, N$ et vérifient $(u_{ij,0}; v_{ij,0}) = (\hat{u}, \hat{v}) + (\epsilon_{ij}, \xi_{ij})$, où ϵ_{ij} et ξ_{ij} sont aléatoirement distribués de façon uniforme dans l'intervalle $[-0.5 \times 10^{-6}; 0.5 \times 10^{-6}]$.

La figure 4.12a donne la région des paramètres b et c du modèle de Mimura-Murray (pour $a = 35$ et $d = 0.4$) donnant des instabilités de Turing pour le choix des coefficients de diffusion $D_1 = 0.12$ et $D_4 = 3.6$.

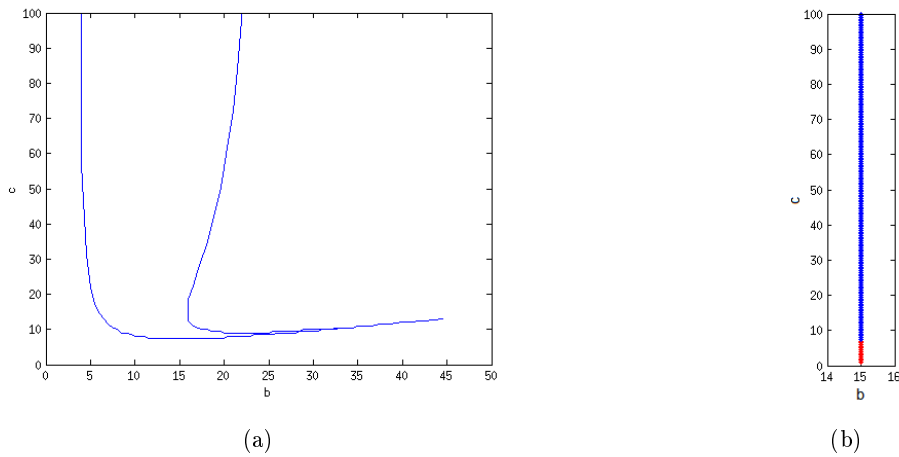


FIGURE 4.12 – (a) Ensemble des couples (b, c) (région en bleu) permettant d'avoir des instabilités des Turing.

(b) Variation du paramètre c lorsque $b = 15$.

Nous fixons $b = 15$ sur la figure 4.12a et nous faisons varier le paramètre c entre 0 et 100. Deux type de régions sont présentes sur la figure 4.12b : la région rouge où les systèmes homogène et spatial sont stables et la région bleue où les instabilités de Turing sont possibles. Nous sélectionnons deux couples (b, c) , un dans chaque partie, pour vérifier les prédictions données. Cette fois encore, la méthode d'intégration est *Runge Kutta 4*, avec un pas de temps de 0.005.

Cas 1 : Instabilités de Turing $(b, c) = (15, 85)$

Premièrement, sélectionnons le point $(b, c) = (15, 85)$ donnant des instabilités de Turing. Nous vérifions bien que $\exists \Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1,\alpha_1}, \Lambda^{2,\alpha_2})) > 0$ par la figure 4.14b. Nous observons sur cette figure que ces instabilités sont présentes pour le système unidirectionnel dans lequel seule l'espèce v se déplace dans la direction horizontale, mais qu'elles ne le sont pas si seule l'espèce u se déplace dans la direction verticale. Le couplage des systèmes permet de conserver les instabilités. Les motifs obtenus pour chaque espèce se stabilisent après un temps fini et les concentrations en chaque nœud (i, j) se répartissent autour de $\hat{u} = 1.24$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 0.61$ pour l'espèce v (voir figure 4.14d). Les concentrations sont, encore une fois, organisées par lignes.

Cependant, même si le cas discret permet d'avoir des instabilités de Turing pour cet ensemble de paramètres, nous avons prouvé dans la sous-section 3.2.2 que si chaque espèce se déplace dans une direction indépendante de l'autre, ce type d'instabilité ne sera jamais présent. En effet, l'ensemble des modes admissibles donnant une relation de dispersion à partie réelle positive dans le cas continu en dimension 2 est donné à la figure 4.13. Nous pouvons observer que la région bleue n'est pas bornée. La valeur maximale prise par la relation de dispersion vérifie

$$\max_{\vec{k}} \lambda_{\vec{k}} \xrightarrow{k_y \rightarrow -\infty} \frac{1}{2} (|f_u| - k_x^2 D_1) = \frac{1}{2} (0.18 - 0.12 k_x^2) > 0$$

où $f_u = 0.18$; $D_1 = 0.12$ et $\forall k_x \in \mathbb{R} : 0 < k_x < 1.23$.

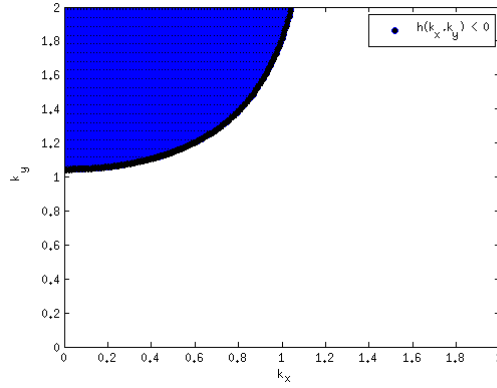


FIGURE 4.13 – Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zone bleue), si l'espèce u diffuse avec un coefficient $D_1 = 0.12$ dans la direction verticale et si l'espèce v diffuse avec un coefficient $D_4 = 3.6$ dans la direction horizontale. La région des modes n'est pas finie, il n'existe donc pas d'instabilité de Turing.

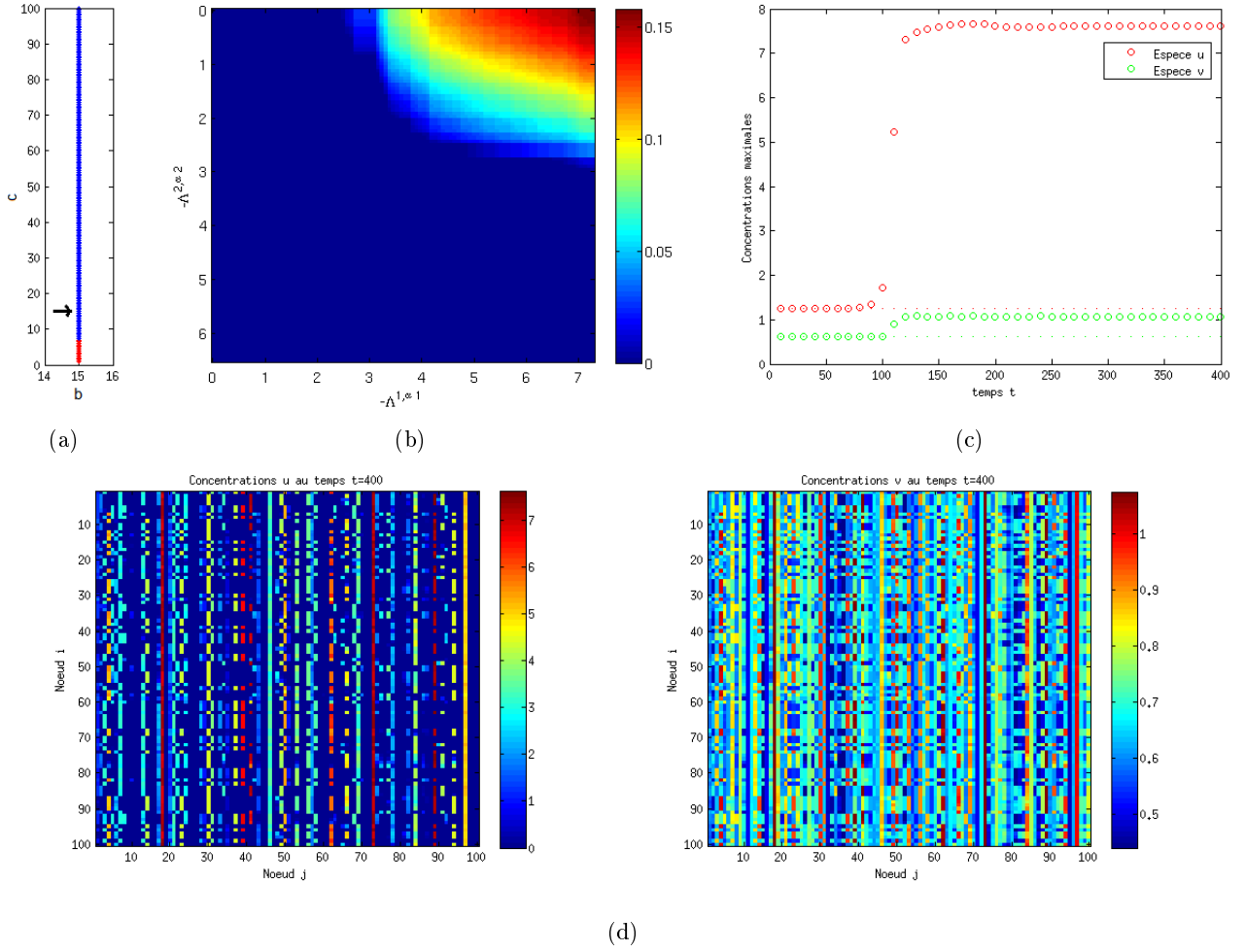


FIGURE 4.14 – (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 15$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$). (c) Évolution des concentrations maximales pour chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent les motifs.

Cas 2 : Stabilité $(b, c) = (15, 5)$

Deuxièmement, sélectionnons le point $(b, c) = (15, 5)$ tel que les équilibres homogène et spatial soient stables. Nous vérifions bien que $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2} : \text{Re}(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$ par la figure 4.16b.

Si nous comparons ce cas à l'analyse faite dans un domaine de dimension 2 (voir sous-section 3.2.2 du chapitre 3), nous pouvons prouver que les instabilités sont absentes dans le système où u ne diffuse que dans la direction verticale et dans le système où v ne diffuse que dans la direction horizontale. En effet, les conditions (1. ii) et (2. ii) ne sont pas satisfaites :

- (1. i) $f_u D_4 + g_v D_2 = 1.92$
- (1. ii) $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4 D_2 D_4 \det(J) = -1.27$

- (2. i) $f_u D_3 + g_v D_1 = 1.29$
(2. ii) $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4 D_3 D_1 \det(J) = -0.84$

où le déterminant du système homogène vaut 1.68, $f_u = 0.43$ et $g_v = -0.5$.

Le couplage des systèmes unidirectionnels ne permet alors pas d'avoir d'instabilité de Turing. Les concentrations en chaque nœud (i, j) sont en $\hat{u} = 8.25$ pour l'espèce u et en $\hat{v} = 18.14$ pour l'espèce v (voir figure 4.16d). Elles sont donc bien stabilisées à l'équilibre.

L'ensemble des modes admissibles donnant une relation de dispersion à partie réelle positive dans le cas continu en dimension 2 est donné à la figure 4.15. Nous pouvons observer que la région bleue n'est pas bornée. En effet, comme nous l'avons démontré dans l'annexe B, la valeur maximale prise par la relation de dispersion vérifie

$$\max_{\vec{k}} \lambda_{\vec{k}} \xrightarrow{k_y \rightarrow -\infty} \frac{1}{2} (|f_u| - k_x^2 D_1) = \frac{1}{2} (2.49 - 0.12 k_x^2) > 0$$

où $f_u = 2.49$; $D_1 = 0.12$ et $\forall k_x \in \mathbb{R} : -4.55 < k_x < 4.55$.

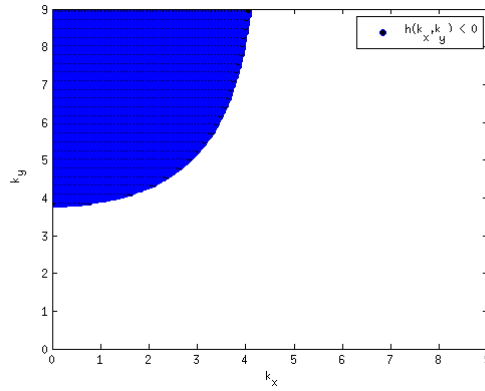


FIGURE 4.15 – Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zone bleue), si l'espèce u diffuse avec un coefficient $D_1 = 0.12$ dans la direction verticale et si l'espèce v diffuse avec un coefficient $D_4 = 3.6$ dans la direction horizontale. La région des modes n'est pas finie, il n'existe donc pas d'instabilité de Turing.

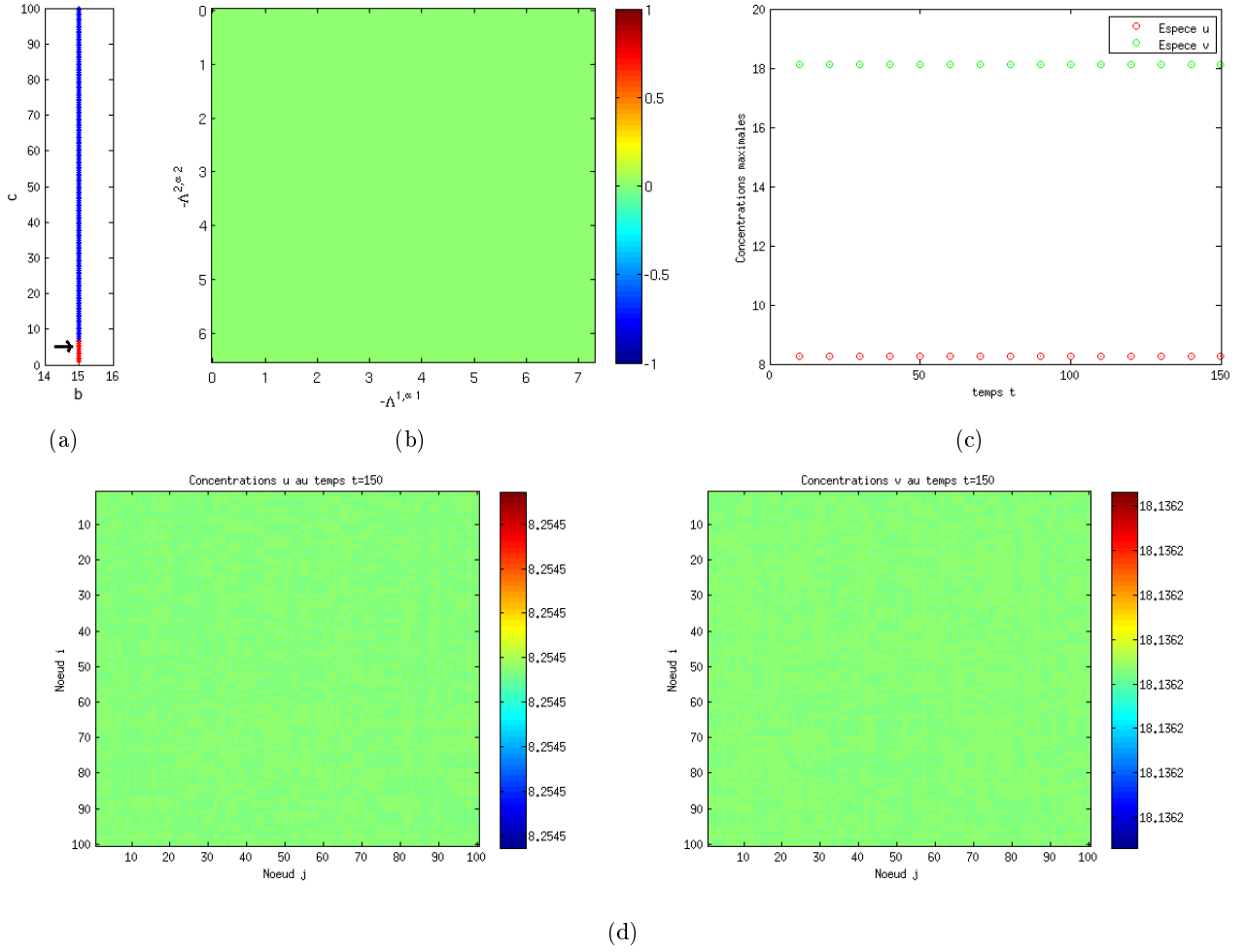


FIGURE 4.16 – (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 15$ fixée.
 (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$, on a $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$ lorsque $(b, c) = (15, 5)$. Il n'est donc pas possible d'avoir des instabilités de Turing.
 (c) Évolution des concentrations maximales pour chaque espèce.
 (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus mais ne déterminent pas non plus de motif. Les concentrations en tout nœud pour l'espèce u se stabilisent à l'équilibre $\hat{u} = 8.25$. Les concentrations en tout nœud pour l'espèce v se stabilisent à l'équilibre $\hat{v} = 18.14$.

4.3.3 Conclusion

Cette analyse permet de mettre en évidence que la discrétisation joue un rôle très important dans la détermination des instabilités de Turing. Nous avons comparé dans cette section les dynamiques de diffusion de deux espèces diffusant selon deux directions indépendantes dans un domaine en deux dimensions, dans les cas continu (développées dans le chapitre 3) et discret (dans un réseau de nœuds). Nous avons pu montrer par des exemples que, dans le cas discret, il est possible d'engendrer des instabilités de Turing si chaque espèce se déplace dans une direction indépendante de l'autre. Cela est pourtant impossible dans le cas continu.

Chapitre 5

Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau de type multiplex

Un réseau multiplex [1] est un graphe structuré à plusieurs niveaux dans lequel les interactions entre les couches déterminent comment un nœud donné dans une couche et son homologue dans une autre couche sont liés et s'influencent l'un l'autre. Ces couches sont couplées et chacune d'elles peut avoir des caractéristiques particulièrement différentes des autres. Chaque niveau possède un réseau composé du même nombre de nœuds. Les concentrations des espèces en ces nœuds diffusent et interagissent les unes avec les autres. Ce type de réseau est une base mathématique qui permet de modéliser, par exemple, de nombreux réseaux sociaux (Facebook, Twitter...) ou des réseaux de transport multimodaux dans lesquels les individus peuvent « diffuser » (bus, métro...).

Dans ce chapitre, nous généralisons la théorie développée par Nakao et Mikhailov [24] dans la sous-section 4.3.1 pour le cas d'un multiplex. Dans cette configuration, chaque niveau possède un réseau de nœuds. Les deux espèces, l'activateur u et l'inhibiteur v , diffusent et interagissent sur Ω réseaux ayant le même nombre de nœuds, placés sur Ω couches couplées. Les espèces peuvent donc diffuser d'une couche à l'autre selon des coefficients qui peuvent être différents. Nous présentons dans la section 5.1 les hypothèses et le modèle pour la dynamique de diffusion des espèces sur un multiplex composé de Ω couches. Mais, sans perdre de généralité, nous choisissons d'analyser les conditions d'instabilités de Turing dans un réseau multiplex formé uniquement de deux couches. Ce choix permet une présentation et une visualisation de nos résultats plus claires et plus simples. Cette étude est développée dans la section 5.2. Sous certaines conditions, le couplage des couches peut permettre d'engendrer des instabilités de Turing alors que les systèmes correspondant aux deux couches prises séparément, donc sans interaction entre elles, n'en développent pas. Nous montrons cela à l'aide d'une analyse perturbatrice du premier ordre du spectre des relations de dispersion déterminant ces instabilités. Nous donnons également un exemple élaboré à l'aide du logiciel *Matlab*.

Les études de ce chapitre ont été réalisées en collaboration avec l'équipe de chercheurs du professeur Duccio Fanelli, à Florence. Les résultats découverts représentent de toutes nouvelles avancées dans le domaine des multiplex pour lequel il existe à ce jour peu d'articles. Cela nous permettra d'ailleurs de publier un papier dans une revue scientifique internationale, détaillant les recherches effectuées. Le nom provisoire de l'article est *Turing pattern in multiplex* (P2).

5.1 Modèle de réaction-diffusion de deux espèces dans un multiplex composé de Ω couches

Dans cette première partie, nous nous intéressons aux réseaux à Ω niveaux où deux espèces u et v agissent entre elles, diffusent et où les nœuds sont préservés à travers les différentes couches. Le but est de déterminer les zones d'instabilité de Turing dans ce type de configuration. Nous allons d'abord donner les hypothèses et les notations utilisées dans le modèle. Nous ferons l'analyse de la stabilité linéaire du système composé de deux couches dans la sous-section suivante.

5.1.1 Hypothèses du modèle

Ci-dessous se trouvent les hypothèses du modèle qui seront considérées lors de notre étude :

1. Le multiplex est formé de Ω couches contenant chacune N nœuds identiques.
2. Les réseaux des Ω couches sont connectés, non-dirigés et peuvent être pondérés.
3. Les espèces u et v diffusent sur la couche S avec les coefficients de diffusion respectifs D_u^S et D_v^S . Elles diffusent entre les couches S et T avec les coefficients D_u^{ST} et D_v^{ST} respectivement ($\forall S, T = 1, \dots, \Omega$ tels que $S \neq T$). Les coefficients sont tous réels et non-négatifs.
4. La connectivité des nœuds de chaque couche est indépendante. Les espèces ne peuvent diffuser d'une couche à une autre que par des nœuds qui sont homologues. Une illustration d'un réseau multiplex formé de deux couches contenant chacune 6 nœuds connectés de manière indépendante est donnée à la figure 5.1.

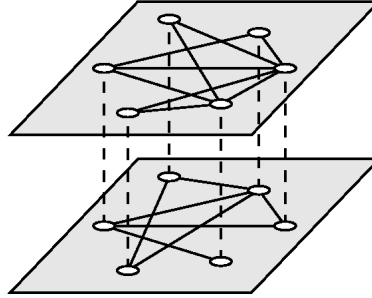


FIGURE 5.1 – Exemple de réseau de type multiplex, formé de deux couches contenant chacune un réseau formé des 6 mêmes nœuds connectés de façon indépendante (figure provenant de [1]).

5. Les dynamiques locales des deux espèces u et v sont déterminées par les fonctions $f(u, v)$ et $g(u, v)$ respectivement.

Notons $J \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ la jacobienne du système homogène :

$$J = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}$$

où $f_u = \partial f / \partial u |_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $f_v = \partial f / \partial v |_{(\hat{u}, \hat{v})}$, $g_u = \partial g / \partial u |_{(\hat{u}, \hat{v})}$ et $g_v = \partial g / \partial v |_{(\hat{u}, \hat{v})}$; (\hat{u}, \hat{v}) est l'équilibre du système homogène, sans la diffusion. Il vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = 0$ et $g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$. Afin de pouvoir étudier les instabilités de Turing, rappelons que l'équilibre homogène doit être stable. Il faut alors qu'il soit tel que $\det(J) = f_u g_v - g_u f_v > 0$ et $\text{tr}(J) = f_u + g_v < 0$.

6. Les topologies des Ω réseaux sont déterminées par des matrices d'adjacence $W^S \in \mathbb{R}^{N \times N}$, $\forall S = 1, \dots, \Omega$. Le degré d'un nœud i du réseau (c'est-à-dire le nombre de connexions) de la couche S est

$$k_i^S = \sum_{j=1}^N W_{ij}^S \quad \forall i = 1, \dots, N \text{ et } \forall S = 1, \dots, \Omega,$$

selon la définition 4.1.4.

7. Sur une couche S , le transport par diffusion des espèces vers un nœud i est donné par la somme des flux allant vers ce nœud i à partir des autres nœuds j qui lui sont adjacents. Par la loi de Fick [24], ces flux sont proportionnels à la différence de concentration entre ces nœuds. Le flux de diffusion de l'espèce u vers le nœud i de la couche S peut être exprimé comme

$$\sum_{j=1}^N L_{ij}^S u_j^S = \sum_{j=1}^N W_{ij}^S (u_j^S - u_i^S) \quad \forall i = 1, \dots, N \text{ et } \forall S = 1, \dots, \Omega.$$

Il en va de même pour l'espèce v :

$$\sum_{j=1}^N L_{ij}^S v_j^S = \sum_{j=1}^N W_{ij}^S (v_j^S - v_i^S) \quad \forall i = 1, \dots, N \text{ et } \forall S = 1, \dots, \Omega.$$

La matrice L^S est la matrice laplacienne de la couche S . Selon la définition 4.1.6, elle s'exprime comme $L_{ij}^S = W_{ij}^S - k_i^S \delta_{ij}$, $\forall i, j = 1, \dots, N$ et $\forall S = 1, \dots, \Omega$.

8. La loi de Fick permet également d'exprimer le flux de diffusion de l'espèce u vers le nœud i de la couche S à partir de tout autre nœud homologue i de toute autre couche T du multiplex ($\forall S, T = 1, \dots, \Omega$, $T \neq S$) comme

$$\sum_{T=1, T \neq S}^{\Omega} (u_i^T - u_i^S) \quad \forall i = 1, \dots, N \text{ et } \forall S = 1, \dots, \Omega.$$

Il en va de même pour l'espèce v :

$$\sum_{T=1, T \neq S}^{\Omega} (v_i^T - v_i^S) \quad \forall i = 1, \dots, N \text{ et } \forall S = 1, \dots, \Omega.$$

5.1.2 Modélisation

Après avoir généralisé les hypothèses dans le cas d'un réseau multiplex, nous donnons le modèle décrivant la dynamique de diffusion de deux espèces dans celui-ci. L'évolution des concentrations de u et de v au nœud i du réseau de la couche S , soient u_i^S et v_i^S est donnée par le système suivant

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} u_i^S(t) &= f(u_i^S(t), v_i^S(t)) + D_u^S \sum_{j=1}^N L_{ij}^S u_j^S(t) + \sum_{T=1, T \neq S}^{\Omega} D_u^{ST} (u_i^T - u_i^S) \\ \frac{d}{dt} v_i^S(t) &= g(u_i^S(t), v_i^S(t)) + D_v^S \sum_{j=1}^N L_{ij}^S v_j^S(t) + \sum_{T=1, T \neq S}^{\Omega} D_v^{ST} (v_i^T - v_i^S) \end{cases} \quad (5.1)$$

$\forall i = 1, \dots, N$, $\forall S = 1, \dots, \Omega$ et $\forall t > 0$.

Ce système est associé aux conditions initiales

$$\begin{cases} u_i^S(0) &= u_{i0}^S \\ v_i^S(0) &= v_{i0}^S \end{cases}$$

$\forall i = 1, \dots, N$ et $\forall S = 1, \dots, \Omega$, où u_{i0}^S et v_{i0}^S représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud i et sur chaque couche S .

Par la suite, nous omettrons la dépendance par rapport au temps afin de simplifier les écritures.

5.2 Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un multiplex composé de deux couches

Nous analysons dans cette section les dynamiques de diffusion de deux espèces dans un multiplex à deux niveaux. Nous introduisons tout d'abord le modèle décrivant celles-ci. Nous déterminons ensuite les conditions donnant des instabilités de Turing. Et nous terminons par une analyse perturbatrice du spectre afin de montrer que le couplage des niveaux permet d'engendrer des instabilités qui sont inexistantes sans celui-ci. Nous illustrons cela par un exemple.

5.2.1 Modèle

Le modèle décrivant la dynamique de diffusion de deux espèces dans un multiplex composé de deux couches est le suivant

$$\begin{cases} \dot{u}_i^1 &= f(u_i^1, v_i^1) + D_u^1 \sum_{j=1}^N L_{ij}^1 u_j^1 + D_u^{12} (u_i^2 - u_i^1) \\ \dot{u}_i^2 &= f(u_i^2, v_i^2) + D_u^2 \sum_{j=1}^N L_{ij}^2 u_j^2 + D_u^{12} (u_i^1 - u_i^2) \\ \dot{v}_i^1 &= g(u_i^1, v_i^1) + D_v^1 \sum_{j=1}^N L_{ij}^1 v_j^1 + D_v^{12} (v_i^2 - v_i^1) \\ \dot{v}_i^2 &= g(u_i^2, v_i^2) + D_v^2 \sum_{j=1}^N L_{ij}^2 v_j^2 + D_v^{12} (v_i^1 - v_i^2) \end{cases} \quad (5.2)$$

$\forall i = 1, \dots, N$ et $\forall t > 0$.

Le système 5.2 est associé aux conditions initiales

$$\begin{cases} u_i^1(0) &= u_{i0}^1 \\ u_i^2(0) &= u_{i0}^2 \\ v_i^1(0) &= v_{i0}^1 \\ v_i^2(0) &= v_{i0}^2 \end{cases}$$

$\forall i = 1, \dots, N$, où u_{i0}^1 et v_{i0}^1 représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud i de la couche 1 ; u_{i0}^2 et v_{i0}^2 représentent les concentrations des espèces u et v au temps initial $t = 0$, en tout nœud i de la couche 2.

5.2.2 Analyse des instabilités de Turing

Nous analysons maintenant la stabilité linéaire du système 5.2. Notons $(\widehat{u_i^S}, \widehat{v_i^S}) = (\hat{u}, \hat{v})$ l'équilibre du système ($\forall i, j = 1, \dots, N$ et $\forall S = 1, 2$). Il vérifie $f(\hat{u}, \hat{v}) = g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$ et doit être stable pour le système homogène afin de pouvoir étudier les instabilités de Turing.

Perturbons l'équilibre de cette façon :

$$\begin{cases} u_i^1 &= \hat{u} + \delta u_i^1 & \forall i = 1, \dots, N \\ u_i^2 &= \hat{u} + \delta u_i^2 & \forall i = 1, \dots, N \\ v_i^1 &= \hat{v} + \delta v_i^1 & \forall i = 1, \dots, N \\ v_i^2 &= \hat{v} + \delta v_i^2 & \forall i = 1, \dots, N \end{cases}$$

où $|\delta u_i^S| \ll 1$ et $|\delta v_i^S| \ll 1$ ($S = 1, 2$). Notons que ces « petites perturbations » dépendent des coordonnées spatiale en temporelle.

Le système linéarisé pour tout nœud i est

$$\begin{cases} \dot{\delta u}_i^1 &= f_u(\hat{u}, \hat{v})\delta u_i^1 + f_v(\hat{u}, \hat{v})\delta v_i^1 + D_u^1 \sum_{j=1}^N L_{ij}^1 \delta u_j^1 + D_u^{12}(\delta u_i^2 - \delta u_i^1) \\ \dot{\delta u}_i^2 &= f_u(\hat{u}, \hat{v})\delta u_i^2 + f_v(\hat{u}, \hat{v})\delta v_i^2 + D_u^2 \sum_{j=1}^N L_{ij}^2 \delta u_j^2 + D_u^{12}(\delta u_i^1 - \delta u_i^2) \\ \dot{\delta v}_i^1 &= g_u(\hat{u}, \hat{v})\delta u_i^1 + g_v(\hat{u}, \hat{v})\delta v_i^1 + D_v^1 \sum_{j=1}^N L_{ij}^1 \delta v_j^1 + D_v^{12}(\delta v_i^2 - \delta v_i^1) \\ \dot{\delta v}_i^2 &= g_u(\hat{u}, \hat{v})\delta u_i^2 + g_v(\hat{u}, \hat{v})\delta v_i^2 + D_v^2 \sum_{j=1}^N L_{ij}^2 \delta v_j^2 + D_v^{12}(\delta v_i^1 - \delta v_i^2) \end{cases} \quad (5.3)$$

Matriciellement, celui-ci peut se réécrire sous la forme

$$\dot{z} = \mathcal{L}z \quad (5.4)$$

si nous notons $z = (u_1^1, u_2^1, \dots, u_N^1 | u_1^2, u_2^2, \dots, u_N^2 | v_1^1, v_2^1, \dots, v_N^1 | v_1^2, v_2^2, \dots, v_N^2)^T$, $z \in \mathbb{R}^{4N \times 1}$, le vecteur contenant les concentrations en tout nœud de chaque couche pour chaque espèce et si la matrice $\mathcal{L} \in \mathbb{R}^{4N \times 4N}$ est la suivante

$$\mathcal{L} = \begin{pmatrix} f_u I + D_u^1 L^1 - D_u^{12} I & D_u^{12} I & f_v I & 0 \\ D_u^{12} I & f_u I + D_u^2 L^2 - D_u^{12} I & 0 & f_v I \\ g_u I & 0 & g_v I + D_v^1 L^1 - D_v^{12} I & D_v^{12} I \\ 0 & g_u I & D_v^{12} I & g_v I + D_v^2 L^2 - D_v^{12} I \end{pmatrix} \quad (5.5)$$

où $I \in \mathbb{R}^{N \times N}$ est la matrice identité et $0 \in \mathbb{R}^{N \times N}$ est la matrice nulle.

La stabilité de la solution d'équilibre du multiplex est déterminée par la relation de dispersion λ qui est solution du polynôme caractéristique vérifiant

$$\det(\mathcal{L} - \lambda I) = 0, \quad (5.6)$$

où la matrice identité I est cette fois de dimension $4N \times 4N$. Le système sera instable au sens de Turing si au moins une des $4N$ valeurs propres $\lambda_1, \dots, \lambda_{4N}$ est à partie réelle strictement positive, c'est-à-dire si

$$\exists \lambda_g \in \sigma(\mathcal{L}) : \text{Re}(\lambda_g) > 0.$$

Remarquons que, dans ce cas, nous ne pouvons plus tracer la relation de dispersion en fonction des valeurs propres associées aux laplaciens des réseaux de chaque couche afin de connaître son comportement. Celles-ci n'ont plus une expression explicite dans le calcul de la relation de dispersion. Une

solution alternative pourrait être de donner le nuage de points des parties réelles des valeurs propres $Re(\lambda_g)$, $g = 1, \dots, 4N$. Cependant, cette représentation n'est pas assez visuelle et moins représentative. Nous choisirons donc de tracer la relation de dispersion à partie réelle maximale pour différents coefficients de diffusion entre les couches.

5.2.3 Analyse perturbatrice du spectre de la relation de dispersion

Nous montrons dans cette sous-section que le couplage des niveaux du multiplex peut engendrer des instabilités de Turing alors que celles-ci ne sont pas présentes sur les réseaux pris séparément (quand $D_u^{12} = D_v^{12} = 0$). Pour cela, nous nous plaçons dans la situation où les rapports des coefficients de diffusion pour chaque couche ($\frac{D_v^1}{D_u^1}$ pour la couche 1 et $\frac{D_v^2}{D_u^2}$ pour la couche 2) sont très proches mais toutefois inférieurs aux rapports critiques permettant aux instabilités de se développer. Rappelons que le rapport critique est donné par la formule (4.16). Nous montrons qu'en restant proche du rapport critique, le couplage va permettre d'engendrer les instabilités de Turing. Les concentrations des espèces pourront alors déterminer des motifs. Nous allons faire une analyse perturbatrice du spectre des valeurs propres en fonction des coefficients de diffusion entre les couches pour montrer ce résultat, en suivant la méthode décrite dans [9].

Nous faisons l'analyse en considérant un cas plus général $D_u^{12} \ll 1$ et $D_v^{12} \ll 1$. Nous nous placerons ensuite sous la condition $D_u^{12} = 0$ permettant au système de développer des motifs quand D_v^{12} augmente alors qu'il n'en développe pas sans le couplage. Pour cela, nous posons $\epsilon = D_v^{12}$. Alors la matrice jacobienne \mathcal{L} du système (5.4) peut être décomposée comme

$$\mathcal{L} = A_0 + \epsilon A_1 \quad (5.7)$$

$$\text{où } A_0 = \begin{pmatrix} f_u I + D_u^1 L^1 & 0 & f_v I & 0 \\ 0 & f_u I + D_u^2 L^2 & 0 & f_v I \\ g_u I & 0 & g_v I + D_v^1 L^1 & 0 \\ 0 & g_u I & 0 & g_v I + D_v^2 L^2 \end{pmatrix},$$

$$A_1 = \begin{pmatrix} \frac{D_u^{12}}{D_v^{12}} \begin{pmatrix} -I & I \\ I & -I \end{pmatrix} & \bar{0} \\ \bar{0} & \begin{pmatrix} -I & I \\ I & -I \end{pmatrix} \end{pmatrix},$$

tel que $I, \bar{0} \in \mathbb{R}^{N \times N}$, $\bar{0} \in \mathbb{R}^{2N \times 2N}$ et $A_0, A_1 \in \mathbb{R}^{4N \times 4N}$.

Les $4N$ valeurs propres λ_g de la jacobienne \mathcal{L} se réécrivent alors comme

$$\lambda_g = \lambda_{A_0, g} + \epsilon \lambda_{A_1, g} \quad \forall g = 1, \dots, 4N \quad (5.8)$$

Les valeurs propres $\lambda_{A_0, g}$ correspondant au système non-perturbé vérifient $A_0 \phi_{A_0, g} = \lambda_{A_0, g} \phi_{A_0, g}$ et sont connues. Afin d'appliquer, par la suite, le principe de biorthogonalité, nous faisons l'hypothèse qu'elles sont toutes distinctes deux à deux. Les vecteurs $\phi_{A_0, g}$ sont les vecteurs propres associés aux valeurs propres $\lambda_{A_0, g}$ de la matrice non-perturbée A_0 , $\forall g = 1, \dots, 4N$. Ceux-ci sont uniques et linéairement indépendants. Un petit ajout ϵA_1 à la matrice non-perturbée A_0 produit un changement dans ses

valeurs propres et ses vecteurs propres. Nous pouvons écrire le problème aux valeurs propres du système perturbé au premier ordre, $\forall g = 1, \dots, 4N$, comme

$$(A_0 + \epsilon A_1)(\phi_{A_0,g} + \epsilon \phi_{A_1,g}) = (\lambda_{A_0,g} + \epsilon \lambda_{A_1,g})(\phi_{A_0,g} + \epsilon \phi_{A_1,g}) \quad (5.9)$$

où A_0 , A_1 , $\phi_{A_0,g}$ et $\lambda_{A_0,g}$ sont connus. Il faut alors déterminer $\phi_{A_1,g}$ et $\lambda_{A_1,g}$.

Il faut être prudent quant à la définition des vecteurs propres perturbés $\phi_{A_1,g}$ car il faut que, dans le cas où $A_1 = 0$, les valeurs propres perturbées $\lambda_{A_1,g}$ correspondantes soient également nulles $\forall g = 1, \dots, 4N$. L'équation (5.9) est satisfaite pour tout $\phi_{A_1,g}$ multiple de $\phi_{A_0,g}$. Un moyen d'assurer que $\lambda_{A_1,g} = 0$ quand $A_1 = 0$ est alors de considérer l'expansion

$$\phi_{A_1,g} = \sum_{h=1}^{4N} c_{gh} \phi_{A_0,h} \quad \text{tel que } c_{hh} = 0 \quad (5.10)$$

Dans ce cas, les inconnues deviennent les constantes c_{gh} et $\lambda_{A_1,g}$.

Développons l'équation (5.9) en nous arrêtant au premier ordre pour ϵ . A l'ordre $\epsilon = 0$, nous obtenons la relation aux valeurs propres pour le système non-perturbé, toujours vérifiée par hypothèse

$$A_0 \phi_{A_0,g} = \lambda_{A_0,g} \phi_{A_0,g} \quad \forall g = 1, \dots, 4N \quad (5.11)$$

Au premier ordre, nous avons

$$A_1 \phi_{A_0,g} + A_0 \phi_{A_1,g} = \lambda_{A_0,g} \phi_{A_1,g} + \lambda_{A_1,g} \phi_{A_0,g} \quad \forall g = 1, \dots, 4N \quad (5.12)$$

Afin de déterminer les valeurs propres perturbées $\lambda_{A_1,g}$, nous utilisons le principe de biorthogonalité, défini dans [9] :

Principe de biorthogonalité

Soient u_1, \dots, u_n les vecteurs propres correspondant aux valeurs propres $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ d'une matrice A de dimension $n \times n$. Supposons que $\lambda_i \neq \lambda_j$, $\forall i \neq j$. Soient v_1, \dots, v_n les vecteurs propres correspondant aux valeurs propres $\bar{\lambda}_1, \dots, \bar{\lambda}_n$ de A^* , la matrice conjuguée transposée de A . Alors

$$(u_i, v_j) \begin{cases} \neq 0 & \text{si } i = j \\ = 0 & \text{si } i \neq j \end{cases} \quad (5.13)$$

Dans notre cas, la matrice étudiée est $A_0 \in \mathbb{R}^{4N \times 4N}$ (comme la matrice est réelle, $A_0^* \equiv A_0^T$). Ses vecteurs propres sont $\phi_{A_0,g}$ et sont associés aux valeurs propres $\lambda_{A_0,g}$, $\forall g = 1, \dots, 4N$. Ces dernières sont toutes distinctes deux à deux par hypothèse. Soient $\psi_{A_0,g}$ les vecteurs propres de la matrice A_0^T , associés aux valeurs propres $\bar{\lambda}_{A_0,g}$, $\forall g = 1, \dots, 4N$. Alors, $\forall i, j = 1, \dots, 4N$ tels que $i \neq j$:

$$A_0 \phi_{A_0,i} = \lambda_{A_0,i} \phi_{A_0,i} \quad (5.14)$$

$$A_0^T \psi_{A_0,j} = \bar{\lambda}_{A_0,j} \psi_{A_0,j} \quad (5.15)$$

La condition (5.13) devient

$$(\phi_{A_0,i}, \psi_{A_0,j}) \begin{cases} \neq 0 & \text{si } i = j \\ = 0 & \text{si } i \neq j \end{cases} \quad (5.16)$$

Afin de résoudre la relation aux valeurs propres (5.12) pour le système perturbé, à l'ordre 1, nous allons prendre le produit par $\psi_{A_0,g}$ pour chacun des termes, sachant que $(\phi_{A_1,g}, \psi_{A_0,g}) = 0$ par les conditions (5.10) et (5.16). La relation devient, $\forall g = 1, \dots, 4N$,

$$\begin{aligned} & (A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) + (A_0 \phi_{A_1,g}, \psi_{A_0,g}) = (\lambda_{A_0,g} \phi_{A_1,g}, \psi_{A_0,g}) + (\lambda_{A_1,g} \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) \\ \iff & (A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) + (\phi_{A_1,g}, A_0^T \psi_{A_0,g}) = \lambda_{A_0,g} (\phi_{A_1,g}, \psi_{A_0,g}) + \lambda_{A_1,g} (\phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) \\ \iff & (A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) + (\phi_{A_1,g}, \overline{\lambda_{A_0,g}} \psi_{A_0,g}) = 0 + \lambda_{A_1,g} (\phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) \\ \iff & (A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) + \lambda_{A_0,g} (\phi_{A_1,g}, \psi_{A_0,g}) = 0 + \lambda_{A_1,g} (\phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) \\ \iff & (A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) + 0 = 0 + \lambda_{A_1,g} (\phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g}) \\ \iff & \lambda_{A_1,g} = \frac{(A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g})}{(\phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g})} \end{aligned}$$

Les valeurs propres du système perturbé à l'ordre 1, c'est-à-dire les valeurs propres λ_g de la jacobienne \mathcal{L} , sont données par

$$\lambda_g = \lambda_{A_0,g} + \epsilon \frac{(A_1 \phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g})}{(\phi_{A_0,g}, \psi_{A_0,g})} \quad \forall g = 1, \dots, 4N \quad (5.17)$$

Cependant, nous voulons sélectionner la valeur propre $\lambda_{A_0,g}$ maximale pour le système non-perturbé et lui ajouter la perturbation $\lambda_{A_1,g}$ correspondante. Non voulons alors calculer λ_{max} , où $g = max$ est l'indice vérifiant

$$max = \{g \in \{1, \dots, 4N\} : \lambda_{A_0,g} \geq \lambda_{A_0,k}, \forall k \in \{1, \dots, 4N\}\} \quad (5.18)$$

La relation de dispersion du système perturbé (notée alors $\lambda_{couplé}$) pour laquelle la relation de dispersion est maximale pour le système non-couplé s'exprime donc comme

$$\lambda_{couplé} = \lambda_{A_0,max} + \epsilon \frac{(A_1 \phi_{A_0,max}, \psi_{A_0,max})}{(\phi_{A_0,max}, \psi_{A_0,max})} \quad (5.19)$$

Nous ne développerons pas dans ce travail le calcul des valeurs propres perturbées pour des ordres supérieurs à 1. Nous nous arrêtons à une approximation linéaire. Nous montrerons ensuite par un exemple que celle-ci reste proche des valeurs calculées numériquement par le logiciel *Matlab* lorsque les coefficients de diffusion entre les couches restent petits, proches de 0.

5.2.4 Exemple

Nous choisissons, pour notre exemple, de considérer le modèle d'interaction entre deux espèces de Mimura-Murray (détails dans l'annexe A). Nous allons montrer que le couplage de deux couches pour le choix des coefficients $D_u^{12} = 0$ et $D_v^{12} \neq 0$ peut engendrer des instabilités de Turing même si elles

sont absentes sur les deux couches considérées séparément, sans diffusion entre elles. Le système (5.7) devient

$$\mathcal{L} = A_0 + D_v^{12} \tilde{A}_1 \quad (5.20)$$

$$\text{où } A_0 = \begin{pmatrix} f_u I + D_u^1 L^1 & 0 & f_v I & 0 \\ 0 & f_u I + D_u^2 L^2 & 0 & f_v I \\ g_u I & 0 & g_v I + D_v^1 L^1 & 0 \\ 0 & g_u I & 0 & g_v I + D_v^2 L^2 \end{pmatrix},$$

$$\tilde{A}_1 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -I & I \\ 0 & 0 & I & -I \end{pmatrix}$$

tel que $I, 0 \in \mathbb{R}^{N \times N}$ et $A_0, \tilde{A}_1 \in \mathbb{R}^{4N \times 4N}$.

La valeur de la relation de dispersion maximale vérifie alors

$$\lambda_{\text{couplé}} = \lambda_{A_0, \max} + D_v^{12} \lambda_{\tilde{A}_1, \max} \quad (5.21)$$

$$= \lambda_{A_0, \max} + D_v^{12} \frac{(\tilde{A}_1 \phi_{A_0, \max}, \psi_{A_0, \max})}{(\phi_{A_0, \max}, \psi_{A_0, \max})} \quad (5.22)$$

où la valeur critique du coefficient de diffusion permettant la transition de la relation de dispersion à des valeurs positives est $D_{v, \text{critique}}^{12}$, telle que

$$D_{v, \text{critique}}^{12} = -\frac{\lambda_{A_0, \max}}{\lambda_{\tilde{A}_1, \max}} \quad (5.23)$$

Les réseaux sur chacune des couches ont été créés par la méthode de Watts-Strogatz (détails dans la section 4.2). Ils contiennent N nœuds qui ont tous un degré $k = 4$. La probabilité de déplacer un lien sur la première couche vaut $p = 0.8$. Elle vaut $p = 0.6$ sur le second niveau. Les conditions initiales vérifient $(u_{i0}^1, u_{i0}^2; v_{i0}^1, v_{i0}^2) = (\hat{u}, \hat{u}, \hat{v}, \hat{v}) + (\epsilon_i^1, \epsilon_i^2, \xi_i^1, \xi_i^2)$, où $\epsilon_i^1, \epsilon_i^2, \xi_i^1$ et ξ_i^2 sont aléatoirement distribués de façon uniforme dans l'intervalle $[-0.5 \times 10^{-6}; 0.5 \times 10^{-6}]$. Les paramètres du modèle du Mimura-Murray sont $a = 35$, $b = 15$, $c = 9$ et $d = 0.4$ et permettent que l'équilibre homogène $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$ soit stable. Les espèces u et v diffusent sur la première couche selon les coefficients $D_u^1 = 0.12$ et $D_v^1 = 2.1$ respectivement. Elles diffusent sur la seconde couche avec des coefficients respectifs $D_u^1 = 0.16$ et $D_v^1 = 2.8$. Selon la théorie développée pour étudier la dynamique de diffusion dans les réseaux aléatoires dans la sous-section 4.3.1, les rapports des coefficients de diffusion pour chaque couche sont sous le seuil critique. Celui-ci vaut $D_{\text{critique}} = 17.85$ (la formule pour le calculer est donnée par l'expression (4.16)).

En effet, pour la couche 1,

$$\frac{D_v^1}{D_u^1} = 17.5 < 17.85 = D_{\text{critique}}.$$

Pour la couche 2,

$$\frac{D_v^2}{D_u^2} = 17.5 < 17.85 = D_{\text{critique}}.$$

Donc les instabilités de Turing sont absentes sur les couches prises séparément. Les relations de dispersion en fonction des valeurs propres des laplaciens des réseaux des couches 1 et 2 sont tracées sur les figures 5.2a et 5.2b respectivement. Celles-ci restent à partie réelle strictement négative. Remarquons toutefois que nous nous sommes placés dans le cas où les relations de dispersion sont très proches de 0, réelles et négatives.

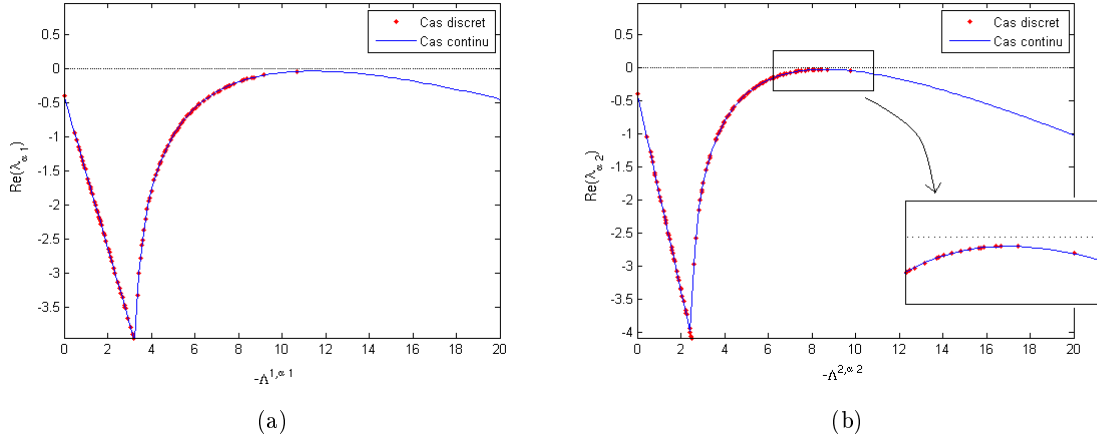


FIGURE 5.2 – Graphe de la relation de dispersion discrète (points rouges) et continue (trait continu bleu) en fonction

- (a) des valeurs propres Λ^{1,α_1} ($\alpha_1 = 1, \dots, N$) du laplacien associé au réseau de la couche 1 ;
- (b) des valeurs propres Λ^{2,α_2} ($\alpha_2 = 1, \dots, N$) du laplacien associé au réseau de la couche 2.

Nous montrerons qu'en ajoutant de la diffusion entre les deux couches, il est possible d'augmenter la valeur propre à partie réelle maximale du système couplé (5.2) afin d'engendrer des instabilités de Turing. Sur la figure 5.3 est tracée la relation de dispersion à partie réelle maximale associée au système couplé (5.2) en fonction du coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v . Le coefficient de diffusion entre les deux couches pour l'autre espèce reste nul ($D_u^{12} = 0$). Cette figure montre bien que les instabilités de Turing ne sont pas présentes pour le multiplex non-couplé. Mais si la diffusion entre les couches pour l'espèce v augmente assez, il est possible d'engendrer des instabilités de Turing.

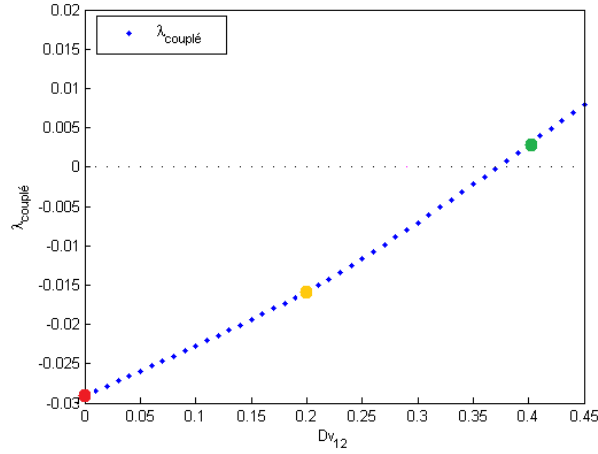


FIGURE 5.3 – Graphe de la relation de dispersion à partie réelle maximale associée au système couplé (5.2) en fonction du coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v (D_v^{12}). Le coefficient de diffusion entre les deux couches pour l'autre espèce reste nul ($D_u^{12} = 0$).

Nous traçons sur la figure 5.4 la valeur maximale prise par la relation de dispersion calculée grâce à l'analyse perturbatrice. La valeur critique du coefficient de diffusion entre les couches pour l'espèce v est $D_{v,\text{critique}}^{12} = 0.29$. Nous remarquons que l'approximation linéaire reste proche des valeurs calculées numériquement quand D_v^{12} est très petit, pour ensuite s'en écarter. Notons toutefois que l'écart maximal est inférieur à 0.01. Nous ferons référence aux points de couleur sur la figure 5.3 par la suite quand nous intégrerons le système afin d'établir comment évoluent les concentrations des espèces en tout nœud de chaque couche au cours du temps.

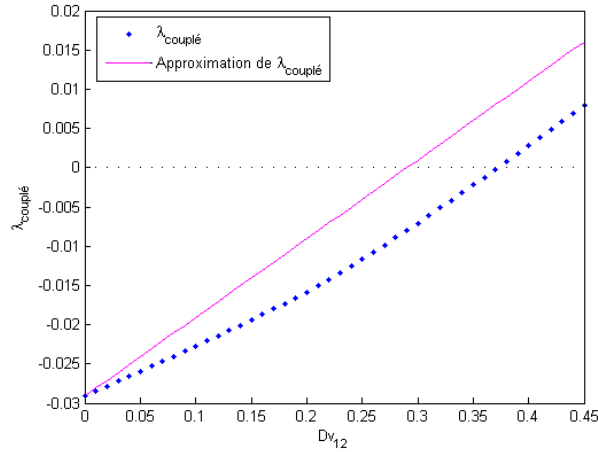


FIGURE 5.4 – Graphe des relations de dispersion à partie réelle maximale associées au système couplé en fonction du coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v (D_v^{12}) calculées numériquement et par l'analyse perturbatrice. Le coefficient de diffusion entre les deux couches pour l'autre espèce reste nul ($D_u^{12} = 0$).

Remarque :

Il est possible de généraliser l'analyse perturbatrice à des ordres supérieurs (ϵ^n tel que $n = 2, 3, \dots$) de façon à ce que la courbe de la relation de dispersion calculée analytiquement corresponde à la courbe numérique. Cette étude est traitée dans l'article (P2), dont le nom provisoire est *Turing pattern in multiplex*, qui fera l'objet d'une publication dans une revue scientifique internationale.

A présent, montrons comment se répartissent les concentrations en tout nœud pour chaque couche et pour chaque espèce, pour différents coefficients de diffusion entre les couches : $D_v^{12} = 0, 0.2, 0.4$. S'il n'y a pas de diffusion entre les couches, toutes les concentrations se stabilisent à l'équilibre, comme le montre la figure 5.5. Ceci confirme le résultat de la figure 5.3, où le point de la courbe pour lequel $D_v^{12} = 0$ est représenté en rouge. Il en est de même si $D_v^{12} = 0.2$, en correspondance avec la figure 5.3 (point jaune). Ce résultat se trouve à la figure 5.6. Les instabilités de Turing ne peuvent pas se développer. Par contre, si $D_v^{12} = 0.4$ sur la figure 5.3 (point vert), elles le peuvent. Les concentrations se répartissent pour chaque espèce et pour chaque couche en une région où les concentrations sont supérieures aux concentrations d'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$ et en une région où elles sont inférieures. Ceci est représenté à la figure 5.7.

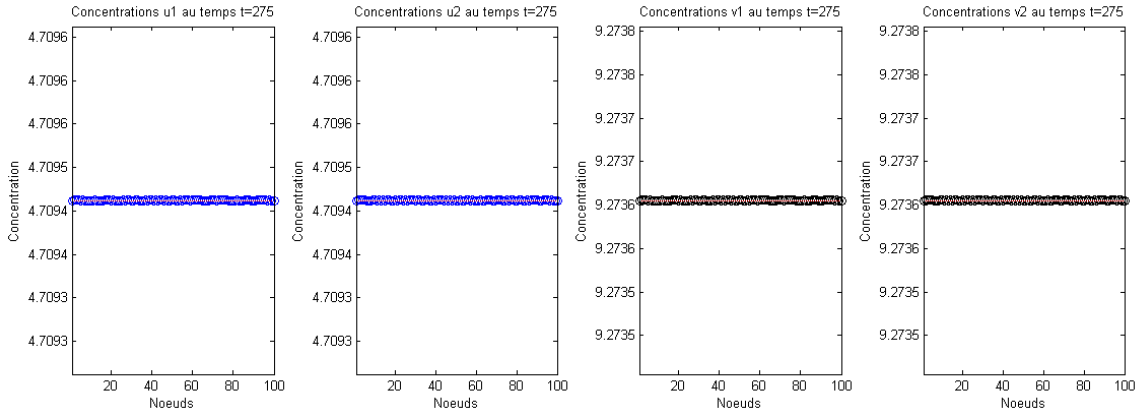


FIGURE 5.5 – Concentrations de l'espèce u en tout nœud de la couche 1 (première image) et de la couche 2 (seconde image). Concentrations de l'espèce v en tout nœud de la couche 1 (troisième image) et de la couche 2 (quatrième image). Il n'y a pas de diffusion entre les couches. Les concentrations se stabilisent à l'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$.

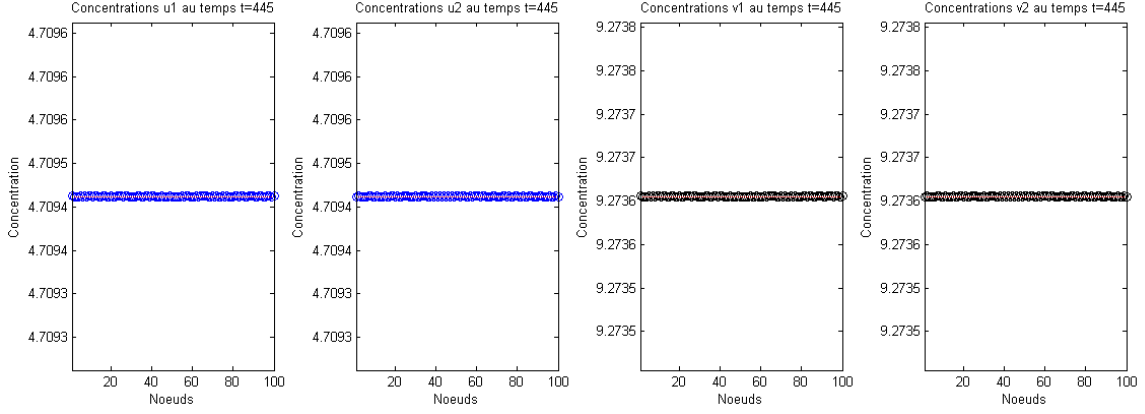


FIGURE 5.6 – Concentrations de l'espèce u en tout nœud de la couche 1 (première image) et de la couche 2 (seconde image). Concentrations de l'espèce v en tout nœud de la couche 1 (troisième image) et de la couche 2 (quatrième image). Le coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v vaut $D_v^{12} = 0.2$. Les concentrations se stabilisent à l'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$.

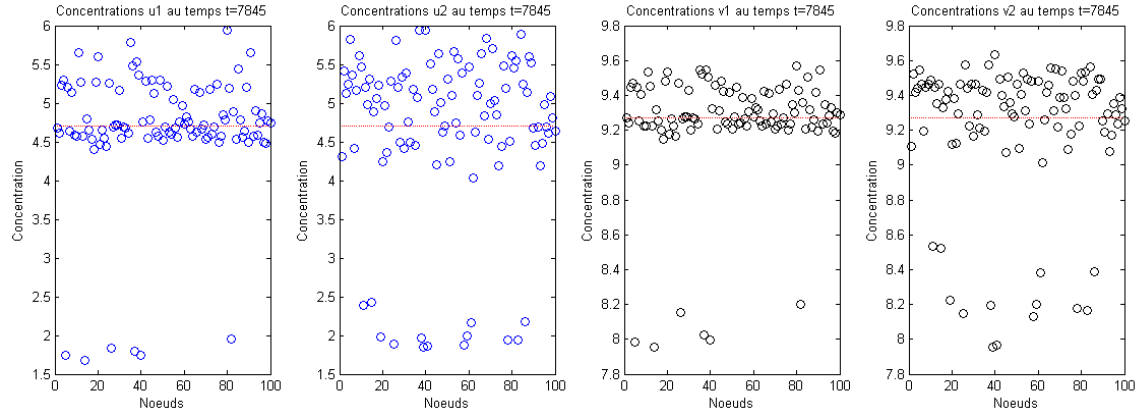


FIGURE 5.7 – Concentrations de l'espèce u en tout nœud de la couche 1 (première image) et de la couche 2 (seconde image). Concentrations de l'espèce v en tout nœud de la couche 1 (troisième image) et de la couche 2 (quatrième image). Le coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v vaut $D_v^{12} = 0.4$. Les concentrations se répartissent pour chaque espèce et pour chaque couche en une région où les concentrations sont supérieures aux concentrations d'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$ et en une région où elles sont inférieures.

5.3 Conclusion

Nous avons généralisé la théorie décrivant les dynamiques de diffusion dans les réseaux, traitée dans la sous-section 4.3.1 du chapitre 4, à un réseau de type multiplex. À l'aide d'une analyse perturbatrice du spectre des relations de dispersion déterminant les instabilités de Turing, nous avons pu montrer que le couplage entre deux couches permet d'engendrer ces instabilités malgré qu'elles ne soient pas présentes sur les couches prises séparément. Il est également possible que le couplage de deux niveaux empêche les instabilités de se produire alors qu'elles existent sur les couches prises séparément. Ce

résultat se trouve également dans le papier P2 qui fera l'objet d'une publication mais n'est pas traité dans ce travail.

Conclusions et perspectives

Dans ce mémoire, nous avons étudié différents modèles où deux objets génériques diffusent et réagissent localement entre eux selon différents modèles d'interaction. Nous avons déterminé les conditions à imposer sur les paramètres pour pouvoir engendrer des instabilités de Turing. Rappelons que celles-ci sont telles que l'équilibre homogène du système est stable mais devient instable lorsqu'il est soumis à des petites perturbations spatiales. Il faut également que l'ensemble des modes admissibles soit non-vide et fini.

Dans le chapitre 1, nous avons étudié un des premiers modèles pigmentaires, proposé par Murray dans son livre *Mathematical biology* [21]. Celui-ci considère un processus de réaction-diffusion-advection. Nous avons effectué une analyse en série de Fourier pour obtenir les conditions permettant d'engendrer des instabilités de Turing. Nous avons ensuite donné les conditions pour avoir des modes admissibles. Nous avons fait la différence entre l'étude des instabilités de Turing dans un domaine fini et un domaine infini. Dans un domaine fini, les conditions de Turing sont vérifiées si il existe des modes admissibles en nombre fini. Dans l'autre cas, il existera toujours des modes admissibles mais ils ne formeront jamais un ensemble fini. Les motifs ne seront donc pas visibles.

Dans le second chapitre, nous avons étudié un autre modèle pigmentaire considérant le processus de réaction-diffusion-advection en temps continu où les motifs formés pouvaient être de différentes formes (rayures, rectangles ou hexagones). Ceux-ci sont déterminés par le paramètre de bifurcation α correspondant au taux chimiotactique. Nous avons implémenté un code avec le langage de programmation *Matlab* pour un choix de paramètres permettant de produire des motifs hexagonaux.

Le chapitre 3 traitait des dynamiques de diffusion de deux espèces génériques dans un domaine continu où le terme d'advection est nul. Cette fois, les espèces se déplacent dans les d directions indépendantes du domaine de dimension d . Nous y avons étudié le cas où $d = 2$ afin d'avoir des exemples numériques représentables. Nous y avons montré que si les instabilités de Turing ne peuvent se développer dans aucun des systèmes unidirectionnels, alors il n'est pas possible d'engendrer ces instabilités si les espèces se déplacent dans les deux directions à la fois. Le second résultat important est qu'il est impossible d'avoir des instabilités de Turing si chaque espèce diffuse dans une direction indépendante de l'autre.

Dans le chapitre 4, nous avons généralisé la théorie relative aux dynamiques de diffusion dans les réseaux aléatoires (faite dans l'article [24] par Nakao et Mikhailov) à des réseaux quelconques. Ensuite, nous avons étudié un cas particulier de réseau de dimension d où les espèces diffusent selon les d directions indépendantes. Les connexions entre les nœuds d'une même direction sont symétriques. Afin de développer un exemple représentatif, nous avons étudié un réseau en deux dimensions. Nous avons comparé le cas bidirectionnel discret avec le cas de la diffusion de deux espèces dans un domaine continu en dimension 2 traité dans le chapitre 3. Nous avons pu conclure que la discrétisation du domaine peut permettre de développer des motifs là où ceux-ci sont invisibles dans le domaine continu.

Le dernier chapitre généralise la théorie sur la diffusion dans les réseaux développée dans la sous-section 4.3.1. Nous avons montré que le couplage des niveaux du multiplex permet d'engendrer des instabilités de Turing même si les couches prises séparément ne le permettent pas. Nous avons prouvé cela à l'aide d'une analyse perturbatrice du premier ordre du spectre des valeurs propres associées à la jacobienne du système.

Le travail effectué à l'*Università degli Studi di Firenze* a permis de mettre en évidence des preuves et des résultats nouveaux à propos des instabilités de Turing. Ceux-ci feront l'objet de deux publications dans des revues scientifiques internationales, dont les titres provisoires sont *Turing patterns in anisotropic domains* (dont les auteurs sont Carletti T., Fanelli D., Maria Busiello D. et Planchon G.) et *Turing pattern in multiplex* (dont les auteurs sont Asllani M., Fanelli D., Maria Busiello D. et Planchon G.). Le premier papier reprendra les résultats du chapitre 3 et de la section 4.3.2 du chapitre 4. Le second traitera des dynamiques de diffusion de deux espèces génériques dans les réseaux de type multiplex développées dans le chapitre 5.

Les sujets étudiés dans ce mémoire ne sont pas restrictifs. Bien d'autres thèmes auraient pu être abordés. Certains nous avaient intéressés à la base, mais nous avons dû faire un choix. Tout d'abord, nous avons pensé étudier les instabilités de Turing dans un domaine continu lorsqu'il varie dans le temps et dans l'espace. Cela aurait permis de faire une comparaison avec les motifs pigmentaires formés sur le tégument des êtres vivants à partir de sa naissance jusqu'à leur âge adulte. Ceci est une application très concrète de l'utilité des instabilités de Turing pour expliquer le phénomène de la pigmentation. Ensuite, il est également possible d'étudier comment varient les conditions permettant à ce type d'instabilité d'être présent quand les conditions aux bords d'un domaine fixé varient. En effet, les conditions aux bords déterminent la relation de dispersion et nous savons que le signe de sa partie réelle établit si des motifs spatialement hétérogènes peuvent se former. Donc, en changeant les conditions aux bords, la relation de dispersion est également modifiée. Enfin, dans les chapitres 4 et 5, nous avons étudié les instabilités de Turing dans les réseaux. Quand celles-ci peuvent être engendrées, nous avons représenté des graphes où les concentrations en tout nœud du (des) réseau(x) sont stabilisées à des concentrations différentes de l'équilibre homogène. Ces concentrations déterminaient alors ce que nous appelions des motifs. Mais est-il possible de prédire comment ils s'organisent ? Des recherches à ce sujet sont actuellement en cours et essaient de déterminer s'il existe un lien entre les motifs obtenus et, par exemple, les concentrations initiales en tout nœud, le type de réseau (aléatoire, « small-world », lattice régulier, Erdős Rényi...), le nombre de niveaux dans le multiplex...

Cette liste de propositions n'est bien sûr pas exhaustive. Il existe certainement d'autres sujets de recherche qui vaudraient la peine d'être considérés. Après tout, aurons-nous un jour tout découvert dans le domaine des sciences ?

Bibliographie

- [1] Arena A., Diaz-Guilera A., Gomez S., Gomez-Gardeñes J., Moreno M., Pérez-Vicente C. J., *Diffusion Dynamics on Multiplex Networks*, Physical review letters, PRL 110, 028701 (2013)
- [2] Asllani M., Challenger J. D., Saverio Pavone F., Sacconi L., Fanelli D., *Topology-driven instabilities : the theory of pattern formation on directed networks*, arXiv :1402.0760 (2014)
- [3] Bollaba S., *Random Graphs*, Academic, London (1985)
- [4] Cantini L., Cianci C., Fanelli D., Massi E., Barletti L., Asllani M., *Stochastic amplification of spacial modes in a system with one diffusing species*, J. Math. Biol, DOI 10.1007/s00285-013-0743-x (2013)
- [5] Crandall M.G., Rabinowitz P.H., *Bifurcation from simple eigenvalues*, J. Funct. Anal. 8, 321-340 (2007)
- [6] Duchateau P., Zachmann D., *Applied Partial Differential Equations*, Dover edition, New York (2012)
- [7] Edelstein-Keshet L., Ermentrout G.B., *Cellular automata approaches to biological modeling*, J. theor. Biol. (1993)
- [8] Ermentrout B., Lewis M., *Pattern formation in systems with one spacially ditributed species*, Bull Math Biol 59(3) :533-549 (1997)
- [9] Franklin J.N., *Matrix theory*, Dover Publications, New York, pp. 186-189 (2000)
- [10] Jeuge-Maynard I., Larousse, [http ://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/](http://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/) (2013), 30/03/2013
- [11] Gilbarg B., Trudinger N.S., *Elliptic Partial Differential Equations of Second Order*, 2^{ème} éd., Springer-Verlag, Berlin (1983)
- [12] Gilding B.H., Kersner R., *Travelling waves in nonlinear diffusion-convection-reaction*, University for Technical and Social Sciences, Twente (2001)
- [13] Kuto K., Osaki K., Sakurai T. et Tsujikawa T., *Spatial pattern formation in a chemotaxis-diffusion-growth model*, Physica D 241 1629-1639 (2012)
- [14] Lesne A., *Turing et la morphogenèse : les structures de Turing*, [http ://www.lptmc.jussieu.fr/user/lesne/Turing-preprint.pdf](http://www.lptmc.jussieu.fr/user/lesne/Turing-preprint.pdf), 11/05/2014
- [15] Luce R., Perry A. *A method of matrix analysis of group structure*, Psychometrika 14, 95–116.10.1007/BF02289146 (1949)
- [16] Maini P.K., Myerscough M.R., Murray J.D., Winters K.H., *Bifurcating spacially heterogeneous solutions in a chemotaxis model for biological pattern genration*, Bulletin of Mathematical Biology, vol 53, No. 5, Great Britain (1991)
- [17] Maini P.K., Myerscough M.R., Painter K.J., *Pattern Formation in a Generalized Chemotactic Model*, Bulletin of Mathematical Biology (1998)
- [18] Maini P.K., Myerscough M.R., Murray J.D., Winters K.H., *Tracking Bifurcating Solutions of a Model Biological Pattern Generator*, Impact of computing in science and engineering (1990)

- [19] Maini P.K., Myerscough M.R., Murray J.D., Painter K.J., Winters K.H., *Pattern formation in a generalized chemotactic model*, Bulletin of Mathematical Biology 60, 1-21 (1998)
- [20] Mohar B., *In Graph Theory, Combinatorics, and Applications*, édité par Alavi Y., Chartrand G., Oellermann O., Schwenk A. (Wiley, New York, NY, USA, 1991), pp. 871–898
- [21] Murray J.D., *Mathematical Biology I : An introduction*, Springer-Verlag, Heidelberg (1989)
- [22] Murray J.D., *Mathematical Biology II : Spacial models and biomedical applications*, Springer-Verlag, Heidelberg (1989)
- [23] Murray J.D. et Oster G.F., *Pattern formation models and developmental constraints*, J. Exp. Zool. 251, 186-202 (1989)
- [24] Nakao H., Mikhailov A.S., *Turing patterns in network-organized activator-inhibitor systems*, Nature Physics, 6, 544 (2010)
- [25] Nishida T., Ikeda T., Yoshihara H., *Pattern formation of heat convection problems*, in. Babuska I, Ciarlet P.G., Miyoshi T., *Mathematical Modeling and Numerical Simulation in Continuum Mechanics*, Lect. Notes Comput. Sci. Eng., vol 19, Springer, Berlin, 1983
- [26] Prettejohn B.J., Berryman M.J., McDonnell M.D., *Methods for generating complex networks with selected structural properties for simulations : A review and tutorial for neuroscientists*, Front Comput Neurosci. 2011 ; 5 : 11.
- [27] Tello J.I., Winkler M., *A chemotaxis system with logistic source*, Comm. Partial Differential Equations 35, 849-877 (2007)
- [28] Turing A.M., *The Chemical Basis of Morphogenesis*, Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 237 (641), pp. 37–72, doi :10.1098/rstb.1952.0012 (1952)
- [29] Wals J., Wikipedia, [http ://www.wikipedia.org/](http://www.wikipedia.org/), 10-05-2014
- [30] Watts D.J., Strogatz S.H., *Collective dynamics of “small-world” networks*, Nature, 440–442.10.1038/30918 (1998)
- [31] Von Neumann J., *Theory self-reproducing automata*, London (1966)

Glossaire

Dans ce glossaire se trouvent quelques mots de vocabulaire qui seront utiles à la compréhension du lecteur. Ils apparaissent en *italique* dans le texte lors de leur première utilisation.

Cellule multipotente : Cellule embryonnaire capable de se différencier en toute autre cellule du corps.

Chimiotactisme : *Effet d'attraction ou de répulsion exercé par certaines substances sur une cellule vivante capable de nager ou de ramper pour se rapprocher ou s'éloigner du point d'où diffuse cette substance* [...], par Larousse [10]. La substance qui provoque le mouvement chimiotactique d'une cellule vers sa concentration la plus élevée s'appelle le **chimioattractant**.

Chromatoblaste : Cellule multipotente, prédécesseur des *chromatophores*.

Chromatophore : Cellule pigmentaire qui réfléchit la lumière et qui est présente dans le *tégument* de certains animaux.

Mitose : Processus biologique de division cellulaire.

Morphogène : Molécule (généralement une protéine ou un lipide) qui détermine la différenciation des tissus embryonnaires.

Tégument : Le tégument désigne à la fois les revêtements externes du corps (peau, poils, cheveux, ongles, écailles, carapace, plumes...) et les revêtements internes (muqueuse du tube digestif). En fait, le système tégumentaire forme la couche externe de l'organisme.

Table des figures

1	Exemples de structures de Turing (a) dans un réseau et (b) dans un domaine continu.	11
1.1	(a) Zèbre dont le tégument est rayé de noir et de blanc (figure provenant de [29]). (b) Léopard dont le tégument est formé de taches (figure provenant de [29]).	16
1.2	Stabilité de l'équilibre $(N, \frac{N}{N+1})$ en fonction des valeurs de $Re(\lambda(k))$ et de k	31
2.1	La ligne correspond à la courbe de bifurcation pour les motifs hexagonaux donnée par la relation (2.23) lorsque les variables D , e et b sont considérées constantes ($D = \frac{1}{32}$, $e = 1$ et $b = 32$).	49
2.2	Modes (p, l) ($p, l \in \mathbb{N}$) permettant de développer des instabilités de Turing pour les paramètres $D = \frac{1}{32}$, $e = 1$, $b = 32$, $a = 7$ et $\alpha = 17$. L'ensemble des modes admissibles est fini et non vide.	49
2.3	Motifs hexagonaux pour les paramètres fixés $D = \frac{1}{32}$, $e = 1$, $b = 32$, $a = 7$ et $\alpha = 17$ respectivement pour les temps (a) $t = 0$, $t = 10$, $t = 30$ et $t = 130$. Les pas de temps spatiaux sont $h_x = h_y = 2^{-5}$ et le pas de temps temporel est $h_t = 2^{-16}$. Les conditions initiales vérifient $(n_0(x, y), c_0(x, y)) = (1 + \epsilon, \frac{1}{32})$, où ϵ est uniformément distribué de manière aléatoire dans l'intervalle $[-0.05, 0.05]$. Le schéma numérique d'intégration est explicite en temps avec des différences centrées pour les termes de diffusion et d'advection.	50
3.1	Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zones en bleu) pour les paramètres du modèle du Mimura-Murray (détails dans l'annexe A) tels que $a = 35$, $b = 30$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$, donnant un équilibre homogène stable. Les valeurs que prennent le mode k_x et k_y délimitent une région finie. Celle-ci se trouve au niveau de l'axe des abscisses. Cela est dû au fait que les conditions (2. i) et (2. ii) du cas 2 sont vérifiées mais pas celles du cas 1 . Les coefficients de diffusion sont : (a) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 3.2$ et $D_4 = 3.6$; (b) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 4.6$ et $D_4 = 3.6$; (c) $D_1 = 0.20$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 4.6$ et $D_4 = 3.6$; (d) $D_1 = 0.11$; $D_2 = 0.35$; $D_3 = 4.6$ et $D_4 = 3.6$	56
3.2	Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zones en bleu) pour les paramètres du modèle du Mimura-Murray (détails dans l'annexe A) tels que $a = 35$, $b = 30$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$, donnant un équilibre homogène stable. Les valeurs que prennent les modes k_x et k_y délimitent une région finie. Les coefficients de diffusion sont : (a) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.12$; $D_3 = 3.6$; $D_4 = 3.6$; (b) $D_1 = 0.12$; $D_2 = 0.10$; $D_3 = 2.6$; $D_4 = 3.6$; Les conditions (1. i), (1. ii) du cas 1 et (2. i), (2. ii) du cas 2 sont satisfaites étant donné que $f_u = 7.57$ et $g_v = -11.21$	58
3.3	Région des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zone en bleu) pour les coefficients de diffusion $D_1 = 0.12$ et $D_4 = 3.6$ et pour les paramètres du modèle du Mimura-Murray tels que $a = 35$, $b = 30$, $c = 9$ et $d = \frac{2}{5}$, donnant un équilibre homogène stable. Les modes sont tels que $0 < k_x < 7.94$ et $k_y > 3.07$. Ils ne déterminent pas un ensemble fini de valeurs.	61

4.1	Illustration de la procédure permettant de créer un réseau non-dirigé aléatoirement sans changer le nombre de nœuds ni le nombre de liens imposés à l'origine (figure provenant de [30]). Quand $p = 0$, le réseau régulier en forme de cercle de base est inchangé. La structure du réseau se modifie quand p augmente et devient complètement désordonnée lorsque $p = 1$ (cas dans lequel tous les liens ont été déplacés).	68
4.2	Relation de dispersion λ_α à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres Λ^α de la matrice laplacienne associée au réseau, $\forall \alpha = 1, \dots, N$; et pour les coefficients de diffusion $D_u = 0.12$ et $D_v \in \{1.3; 1.6; 1.9; 2.6; 3.1; 3.6; 4.1; 4.6\}$. Les points correspondent à la relation de dispersion λ_α en fonction des valeurs propres de la matrice laplacienne du réseau dans le cas discret. Les traits continus donnent les valeurs de la relation de dispersion dans le cas continu. Le système non-homogène est instable si le ratio $D = \frac{D_v}{D_u}$ est supérieur à $D_{\text{critique}} = 15.51$	75
4.3	(a) Graphe de la relation de dispersion λ_α maximale en fonction des valeurs propres Λ^α de la matrice laplacienne associée au réseau, pour $\alpha = 1, \dots, N$, pour les coefficients de diffusion $D_u = 0.12$ et $D_v = 4.6$. Le graphique montre bien que $\exists \Lambda^\alpha$ telle que $Re(\lambda_\alpha(\Lambda^\alpha)) > 0$. Les points rouges donnent la relation de dispersion λ_α en fonction des valeurs propres de la matrice laplacienne du réseau, soient Λ^α . La courbe bleue donne la relation de dispersion dans le cas continu. (b) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite), en tout nœud $i = 1, \dots, N$, se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 5$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 10$ pour l'espèce v	76
4.4	Construction d'un réseau en deux dimensions, admettant des symétries, par le produit cartésien de deux réseaux de type Watt-Strogatz, notés WS_1 et WS_2	77
4.5	(a) Couples (b, c) permettant d'avoir des instabilités de Turing quand $D_1 = 0.12$, $D_2 = 0.16$, $D_3 = 3.1$ et $D_4 = 4.6$. (b) Variation du paramètre c lorsque $b = 16$	84
4.6	(a) Sélection du couple $(b, c) = (16, 12)$ permettant d'avoir des instabilités de Turing. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux sous-réseaux. (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 3.67$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 6.69$ pour l'espèce v	85
4.7	(a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\exists \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$ telles que $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) > 0$. (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 2.34$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 3.35$ pour l'espèce v	86
4.8	(a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$). (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent des motifs. Les concentrations se sont réparties autour de $\hat{u} = 1.69$ pour l'espèce u et autour de $\hat{v} = 1.74$ pour l'espèce v	87

- 4.9 Graphe de la relation de dispersion pour les cas discret (points rouges) et continu (trait continu bleu) en deux dimensions. (a) Les instabilités de Turing ne sont pas présentes dans le cas où l'activateur et l'inhibiteur ne diffusent que dans la direction verticale, dont la structure des liens est donnée par la matrice laplacienne L^1 . (b) Les instabilités de Turing existent dans le cas où les espèces ne diffusent que dans la direction horizontale, dont la structure des liens est donnée par la matrice laplacienne L^2 88
- 4.10 (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux sous-réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$, on a $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$ lorsque $(b, c) = (16, 5)$. (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus mais ne déterminent pas de motif. Les concentrations se sont stabilisées en $\hat{u} = 8.86$ pour l'espèce u et en $\hat{v} = 19.65$ pour l'espèce v 89
- 4.11 (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 16$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$, on a $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$. (c) Évolution au cours du temps des valeurs maximales des concentrations de chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus mais ne déterminent pas de motif. Les concentrations se sont stabilisées en $\hat{u} = 1.5$ pour l'espèce u et en $\hat{v} = 1.26$ pour l'espèce v 90
- 4.12 (a) Ensemble des couples (b, c) (région en bleu) permettant d'avoir des instabilités des Turing. (b) Variation du paramètre c lorsque $b = 15$ 91
- 4.13 Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zone bleue), si l'espèce u diffuse avec un coefficient $D_1 = 0.12$ dans la direction verticale et si l'espèce v diffuse avec un coefficient $D_4 = 3.6$ dans la direction horizontale. La région des modes n'est pas finie, il n'existe donc pas d'instabilité de Turing. 92
- 4.14 (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 15$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$). (c) Évolution des concentrations maximales pour chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus et déterminent les motifs. 93
- 4.15 Détermination des modes (k_x, k_y) tels que $h(k_x, k_y) < 0$ (zone bleue), si l'espèce u diffuse avec un coefficient $D_1 = 0.12$ dans la direction verticale et si l'espèce v diffuse avec un coefficient $D_4 = 3.6$ dans la direction horizontale. La région des modes n'est pas finie, il n'existe donc pas d'instabilité de Turing. 94
- 4.16 (a) Variation du paramètre c pour la valeur de $b = 15$ fixée. (b) Relation de dispersion $\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}$ à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes L^1 et L^2 des deux réseaux, soient Λ^{1, α_1} et Λ^{2, α_2} ($\alpha_1, \alpha_2 = 1, \dots, N$) : $\forall \Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2}$, on a $Re(\lambda_{\alpha_1, \alpha_2}(\Lambda^{1, \alpha_1}, \Lambda^{2, \alpha_2})) < 0$ lorsque $(b, c) = (15, 5)$. Il n'est donc pas possible d'avoir des instabilités de Turing. (c) Évolution des concentrations maximales pour chaque espèce. (d) Les concentrations de l'espèce u (à gauche) et de l'espèce v (à droite) en tout nœud (i, j) se sont stabilisées. Elles n'évoluent plus mais ne déterminent pas non plus de motif. Les concentrations en tout nœud pour l'espèce u se stabilisent à l'équilibre $\hat{u} = 8.25$. Les concentrations en tout nœud pour l'espèce v se stabilisent à l'équilibre $\hat{v} = 18.14$ 95

5.1	Exemple de réseau de type multiplex, formé de deux couches contenant chacune un réseau formé des 6 mêmes nœuds connectés de façon indépendante (figure provenant de [1]).	98
5.2	Graphes de la relation de dispersion discrète (points rouges) et continue (trait continu bleu) en fonction (a) des valeurs propres Λ^{1,α_1} ($\alpha_2 = 1, \dots, N$) du laplacien associé au réseau de la couche 1 ; (b) des valeurs propres Λ^{2,α_2} ($\alpha_2 = 1, \dots, N$) du laplacien associé au réseau de la couche 2.	106
5.3	Graphes de la relation de dispersion à partie réelle maximale associée au système couplé (5.2) en fonction du coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v (D_v^{12}). Le coefficient de diffusion entre les deux couches pour l'autre espèce reste nul ($D_u^{12} = 0$).	107
5.4	Graphes des relations de dispersion à partie réelle maximale associées au système couplé en fonction du coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v (D_v^{12}) calculées numériquement et par l'analyse perturbatrice. Le coefficient de diffusion entre les deux couches pour l'autre espèce reste nul ($D_u^{12} = 0$).	107
5.5	Concentrations de l'espèce u en tout nœud de la couche 1 (première image) et de la couche 2 (seconde image). Concentrations de l'espèce v en tout nœud de la couche 1 (troisième image) et de la couche 2 (quatrième image). Il n'y a pas de diffusion entre les couches. Les concentrations se stabilisent à l'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$	108
5.6	Concentrations de l'espèce u en tout nœud de la couche 1 (première image) et de la couche 2 (seconde image). Concentrations de l'espèce v en tout nœud de la couche 1 (troisième image) et de la couche 2 (quatrième image). Le coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v vaut $D_v^{12} = 0.2$. Les concentrations se stabilisent à l'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$	109
5.7	Concentrations de l'espèce u en tout nœud de la couche 1 (première image) et de la couche 2 (seconde image). Concentrations de l'espèce v en tout nœud de la couche 1 (troisième image) et de la couche 2 (quatrième image). Le coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v vaut $D_v^{12} = 0.4$. Les concentrations se répartissent pour chaque espèce et pour chaque couche en une région où les concentrations sont supérieures aux concentrations d'équilibre $(\hat{u}, \hat{v}) = (4.71, 9.27)$ et en une région où elles sont inférieures.	109
A.1	La zone noire détermine l'ensemble des couples (b, c) du modèle de Mimura-Murray permettant d'avoir un équilibre homogène (\hat{u}, \hat{v}) (c'est-à-dire tel que $f(\hat{u}, \hat{v}) = g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$) stable lorsque $a = 35$ et $d = \frac{2}{5}$ sont des paramètres fixés.	124
C.1	Erreur entre les solutions exacte et calculée numériquement pour u calculée par la norme L^2 (a) quand les pas spatiaux sont fixés égaux et que le pas temporel varie, (b) quand le pas temporel est fixé et que les pas spatiaux varient.	135

Annexes

Annexe A

Modèle d'interaction de Mimura-Murray

La façon dont évoluent les concentrations de deux espèces u et v selon le modèle d'interaction de Mimura-Murray est donnée par le système d'équations réelles f et g suivant :

$$\begin{cases} f(u, v) &= \left(\frac{a + bu - u^2}{c} - v \right) u \\ g(u, v) &= (u - (1 + dv)) v \end{cases} \quad (\text{A.1})$$

où $a, b, c, d \in \mathbb{R}_0^+$.

L'analyse de ce système révèle qu'il possède 6 équilibres, notés (\hat{u}, \hat{v}) . Ils vérifient $f(\hat{u}, \hat{v}) = g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$. Deux d'entre eux seront toujours instables, tandis que la stabilité des autres dépendra des valeurs données aux paramètres a, b, c et d . La matrice jacobienne associée au système (A.1) est

$$\begin{aligned} J(\hat{u}, \hat{v}) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} |_{(\hat{u}, \hat{v})} & \frac{\partial f}{\partial v} |_{(\hat{u}, \hat{v})} \\ \frac{\partial g}{\partial u} |_{(\hat{u}, \hat{v})} & \frac{\partial g}{\partial v} |_{(\hat{u}, \hat{v})} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \frac{a}{c} + \frac{2b}{c}\hat{u} - \frac{3}{c}\hat{u}^2 - \hat{v} & -\hat{u} \\ \hat{v} & -2d\hat{v} - 1 + \hat{u} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Ci-dessous se trouvent les résultats de l'analyse de la stabilité pour les 6 équilibres ($\forall a, b, c, d \in \mathbb{R}_0^+$) :

1. $(\hat{u}, \hat{v}) = (0, 0)$: Équilibre instable.
2. $(\hat{u}, \hat{v}) = \left(0, \frac{-1}{d}\right)$: Équilibre instable.
3. $(\hat{u}, \hat{v}) = \left(\frac{b + \sqrt{b^2 + 4a}}{2}, 0\right)$: Équilibre stable si $b + \sqrt{b^2 + 4a} < 2$.
4. $(\hat{u}, \hat{v}) = \left(\frac{b - \sqrt{b^2 + 4a}}{2}, 0\right)$: Équilibre stable si $b - \sqrt{b^2 + 4a} < 2$ et si $b\sqrt{b^2 + 4a} - b^2 - 4a < 0$.
5. $(\hat{u}, \hat{v}) = \left(1 + \frac{bd - c - 2d + \sqrt{\Delta}}{2d}, \frac{bd - c - 2d + \sqrt{\Delta}}{2d^2}\right)$: Équilibre stable si $\det(J(\hat{u}, \hat{v})) > 0$ et si $\text{tr}(J(\hat{u}, \hat{v})) < 0$.

$$6. (\hat{u}, \hat{v}) = \left(1 + \frac{bd - c - 2d - \sqrt{\Delta}}{2d}, \frac{bd - c - 2d - \sqrt{\Delta}}{2d^2} \right) : \text{Équilibre stable si } \det(J(\hat{u}, \hat{v})) > 0 \text{ et si } \text{tr}(J(\hat{u}, \hat{v})) < 0.$$

où $\Delta = (bd - c - 2d)^2 + 4d^2(a + b - 1)$.

Les équilibres 1-4 ne sont pas très intéressants pour notre étude car ils impliquent que l'une des espèces (ou les deux) disparaisse(nt) complètement. De plus, les équilibres 1 et 2 seront toujours instables, ne permettant donc pas d'observer des motifs donnés par les instabilités de Turing. Parmi les deux équilibres qui restent, nous avons choisi de nous focaliser sur le cinquième. Nous fixerons les paramètres a et d à 35 et $\frac{2}{5}$ respectivement. Nous déterminons, à la figure A.1, l'ensemble des couples de paramètres (b, c) permettant d'avoir un équilibre homogène stable. C'est une hypothèse importante pour ensuite déterminer si des instabilités de Turing existent.

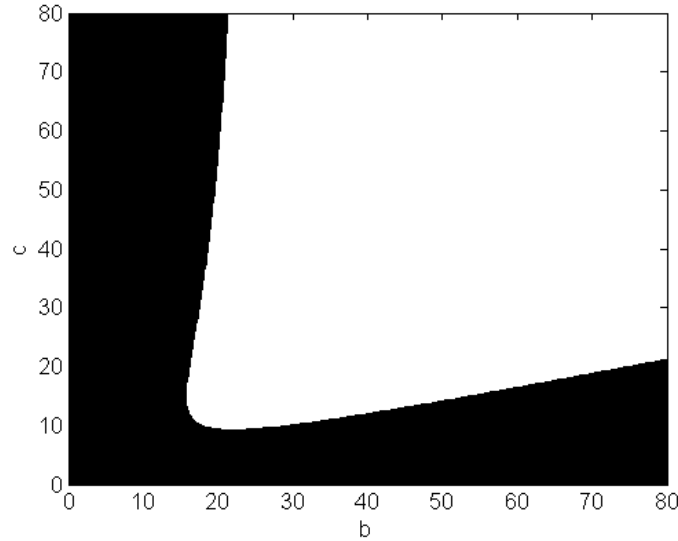


FIGURE A.1 – La zone noire détermine l'ensemble des couples (b, c) du modèle de Mimura-Murray permettant d'avoir un équilibre homogène (\hat{u}, \hat{v}) (c'est-à-dire tel que $f(\hat{u}, \hat{v}) = g(\hat{u}, \hat{v}) = 0$) stable lorsque $a = 35$ et $d = \frac{2}{5}$ sont des paramètres fixés.

Annexe B

Développements analytiques du cas 3 de la sous-section 3.2.1 du chapitre 3

Ci-dessous se trouvent les développements et résultats obtenus dans les quatre combinaisons de deux conditions non-satisfaites. À chaque fois, nous considérons que les deux autres conditions n'intervenant pas restent satisfaites.

1. (1. i) et (2. i) ne sont pas satisfaites, c'est-à-dire

- $f_u D_4 + g_v D_2 < 0$.
- $f_u D_3 + g_v D_1 < 0$.

Le terme indépendant peut s'écrire

$$h(\gamma k_y, k_y) = |B_1|k_y^4 + |B_2|k_y^2 + |B_3|. \quad (\text{B.1})$$

Posons $w = k_y^2$. L'inégalité (B.1) devient

$$|B_1|w^2 + |B_2|w + |B_3| < 0 \quad (\text{B.2})$$

Pour qu'il existe des solutions de cette inégalité telles que $w \in]w_1, w_2[$, où

$$\begin{aligned} w_1 &= \frac{-|B_2| - \sqrt{|B_2|^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|} \\ w_2 &= \frac{-|B_2| + \sqrt{|B_2|^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|}, \end{aligned}$$

il faut que $w > 0$, c'est-à-dire qu'il faut que $w_1 > 0$:

$$\begin{aligned} w_1 > 0 &\iff \frac{-|B_2| - \sqrt{|B_2|^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|} > 0 \\ &\iff |B_2|^2 < |B_2|^2 - 4|B_1||B_3| \\ &\iff 0 > |B_1||B_3| \end{aligned}$$

Cette condition ne sera bien évidemment jamais vérifiée. Il est donc impossible que des motifs se forment si les conditions (1. i) et (2. i) ne sont pas satisfaites.

2. (1. i) et (2. ii) ne sont pas satisfaites, c'est-à-dire

- $f_u D_4 + g_v D_2 < 0$.
- $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4D_1 D_3 \det(J) < 0$.

Dans ce cas, le terme indépendant s'écrit

$$h(\gamma k_y, k_y) = |B_1|k_y^4 - B_2 k_y^2 + |B_3|. \quad (\text{B.3})$$

Posons $w = k_y^2$. L'équation (B.3) devient

$$|B_1|w^2 - B_2 w + |B_3| < 0 \quad (\text{B.4})$$

Il existe des solutions de cette équation telles que $w \in]w_1, w_2[$, où

$$w_1 = \frac{B_2 - \sqrt{B_2^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|} \quad (\text{B.5})$$

$$w_2 = \frac{B_2 + \sqrt{B_2^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|}, \quad (\text{B.6})$$

si et seulement si $B_2 > 0$ et $B_2^2 - 4|B_1||B_3| > 0$.

La condition $B_2 > 0$ est satisfaite si

$$\gamma^2 > \gamma_1 \quad (\text{B.7})$$

où $\gamma_1 = \frac{-(f_u D_4 + g_v D_2)}{f_u D_3 + g_v D_1} > 0$ ($\gamma_1 > 0$ car (2. i) est satisfaite).

La condition $B_2^2 - 4|B_1||B_3| > 0$ est satisfaite si

$$\begin{aligned} & \gamma^4(\Gamma_1 - D_1 D_3) \\ & + \gamma^2 \left(\frac{1}{2 \det(J)} (f_u D_3 + g_v D_1)(f_u D_4 + g_v D_2) - (D_2 D_3 + D_1 D_4) \right) \\ & + \Gamma_2 - D_2 D_4 > 0 \end{aligned} \quad (\text{B.8})$$

Nous avons posé

$$\Gamma_1 = \frac{(f_u D_3 + g_v D_1)^2}{4 \det(J)} \quad (\text{B.9})$$

$$\Gamma_2 = \frac{(f_u D_4 + g_v D_2)^2}{4 \det(J)} \quad (\text{B.10})$$

de sorte que la condition non satisfaite (2. ii) devienne $\Gamma_1 < D_1 D_3$ et que la condition (1. ii) soit $\Gamma_2 > D_2 D_4$. En posant

$$\begin{aligned} A_1 &= \Gamma_1 - D_1 D_3 \\ A_2 &= \frac{1}{2 \det(J)} (f_u D_3 + g_v D_1)(f_u D_4 + g_v D_2) - (D_2 D_3 + D_1 D_4) \\ A_3 &= \Gamma_2 - D_2 D_4 \end{aligned}$$

l'inégalité (B.8) devient

$$|A_1|\gamma^4 + |A_2|\gamma^2 - |A_3| < 0 \quad (\text{B.11})$$

Les termes A_1 et A_2 sont strictement négatifs et le terme A_3 est strictement positif par hypothèse. Il existera toujours des solutions pour γ vérifiant

$$\gamma^2 \in]0, \gamma_2[\quad (\text{B.12})$$

$$\text{où } \gamma_2 = \frac{-|A_2| + \sqrt{|A_2|^2 + 4|A_1||A_3|}}{2|A_1|} > 0.$$

En conclusion, $\exists \gamma \in \mathbb{R}_0^+$ si et seulement si γ^2 vérifie les conditions (B.7) et (B.12). Cependant, il est possible de montrer analytiquement que $\gamma_1 > \gamma_2$. Il est donc impossible d'avoir des instabilités de Turing si les conditions (1. i) et (2. ii) ne sont pas satisfaites.

3. (1. ii) et (2. i) ne sont pas satisfaites, c'est-à-dire

- $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4D_2 D_4 \det(J) < 0$.
- $f_u D_3 + g_v D_1 < 0$.

Dans ce cas, le terme indépendant s'écrit

$$h(\gamma k_y, k_y) = |B_1|k_y^4 - B_2 k_y^2 + |B_3|. \quad (\text{B.13})$$

Posons $w = k_y^2$. L'équation (B.13) devient

$$|B_1|w^2 - B_2 w + |B_3| < 0 \quad (\text{B.14})$$

Il existe des solutions de cette équation telles que $w \in]w_1, w_2[$, où

$$w_1 = \frac{B_2 - \sqrt{B_2^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|} \quad (\text{B.15})$$

$$w_2 = \frac{B_2 + \sqrt{B_2^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|}, \quad (\text{B.16})$$

si et seulement si $B_2 > 0$ et $B_2^2 - 4|B_1||B_3| > 0$.

La condition $B_2 > 0$ est satisfaite si

$$0 < \gamma^2 < \gamma_1 \quad (\text{B.17})$$

où $\gamma_1 = \frac{-(f_u D_4 + g_v D_2)}{f_u D_3 + g_v D_1} > 0$ ($\gamma_1 > 0$ car (1. i) est satisfaite).

La condition $B_2^2 - 4|B_1||B_3| > 0$ est satisfaite si

$$\begin{aligned} & \gamma^4 (\Gamma_1 - D_1 D_3) \\ & + \gamma^2 \left(\frac{1}{2 \det(J)} (f_u D_3 + g_v D_1)(f_u D_4 + g_v D_2) - (D_2 D_3 + D_1 D_4) \right) \\ & + \Gamma_2 - D_2 D_4 > 0 \end{aligned} \quad (\text{B.18})$$

où Γ_1 et Γ_2 sont donnés par (B.9) et (B.10) respectivement. La condition (2. ii) est alors $\Gamma_1 > D_1 D_3$ et la condition non satisfaite (1. ii) devient $\Gamma_2 < D_2 D_4$. En posant

$$\begin{aligned} A_1 &= \Gamma_1 - D_1 D_3 \\ A_2 &= \frac{1}{2 \det(J)} (f_u D_3 + g_v D_1)(f_u D_4 + g_v D_2) - (D_2 D_3 + D_1 D_4) \\ A_3 &= \Gamma_2 - D_2 D_4 \end{aligned}$$

l'inégalité (B.18) devient

$$|A_1| \gamma^4 - |A_2| \gamma^2 - |A_3| > 0 \quad (\text{B.19})$$

Les termes A_2 et A_3 sont strictement négatifs et le terme A_1 est strictement positif par hypothèse. Il existera toujours des solutions pour γ vérifiant

$$\gamma^2 > \gamma_2 \quad (\text{B.20})$$

$$\text{où } \gamma_2 = \frac{|A_2| + \sqrt{|A_2|^2 + 4|A_1||A_3|}}{2|A_1|} > 0.$$

En conclusion, $\exists \gamma \in \mathbb{R}_0^+$ si et seulement si γ^2 vérifie les conditions (B.17) et (B.20). Cependant, il est possible de montrer analytiquement que $\gamma_1 < \gamma_2$. Il n'est donc pas possible d'obtenir des instabilités de Turing si les conditions (1. ii) et (2. i) ne sont pas satisfaites, c'est-à-dire si les systèmes séparés où les espèces diffusent toutes les deux uniquement dans la direction x ou uniquement dans la direction y n'admettent pas d'instabilité de Turing.

4. (1. ii) et (2. ii) ne sont pas satisfaites, c'est-à-dire

- $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4 D_2 D_4 \det(J) < 0$.
- $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4 D_1 D_3 \det(J) < 0$.

Dans ce cas, le terme indépendant s'écrit

$$h(\gamma k_y, k_y) = |B_1| k_y^4 - |B_2| k_y^2 + |B_3|. \quad (\text{B.21})$$

Posons $w = k_y^2$. L'équation (B.21) devient

$$|B_1| w^2 - |B_2| w + |B_3| < 0 \quad (\text{B.22})$$

Il existe des solutions de cette équation telles que $w \in]w_1, w_2[$, où

$$w_1 = \frac{|B_2| - \sqrt{|B_2|^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|} \quad (\text{B.23})$$

$$w_2 = \frac{|B_2| + \sqrt{|B_2|^2 - 4|B_1||B_3|}}{2|B_1|}, \quad (\text{B.24})$$

si et seulement si $|B_2|^2 - 4|B_1||B_3| > 0$, c'est-à-dire si

$$\gamma^4 (\Gamma_1 - D_1 D_3) + \gamma^2 \left(2\sqrt{\Gamma_1} \sqrt{\Gamma_2} - (D_2 D_3 + D_1 D_4) \right) + \Gamma_2 - D_2 D_4 > 0 \quad (\text{B.25})$$

où Γ_1 et Γ_2 sont donnés par (B.9) et (B.10) respectivement.

De cette façon, les conditions non satisfaites (1. ii) et (2. ii) deviennent $\Gamma_1 < D_1 D_3$ et $\Gamma_2 < D_2 D_4$ respectivement. En posant

$$\begin{aligned} A_1 &= \Gamma_1 - D_1 D_3 \\ A_2 &= 2\sqrt{\Gamma_1}\sqrt{\Gamma_2} - (D_2 D_3 + D_1 D_4) \\ A_3 &= \Gamma_2 - D_2 D_4 \end{aligned}$$

l'inégalité (B.25) devient

$$|A_1|\gamma^4 + A_2\gamma^2 + |A_3| < 0 \quad (\text{B.26})$$

Les termes A_1 et A_3 sont strictement négatifs quand les conditions (1. ii) et (2. ii) ne sont pas valables. Il existe des solutions pour γ si $A_2 > 0$ et si $A_2^2 - 4|A_1||A_3| > 0$. Cependant, la condition $A_2 > 0$ ne sera jamais satisfaite car le terme A_2 sera toujours négatif, pour n'importe quelles valeurs des paramètres. En effet,

$$A_2 < 0 \iff 2\sqrt{\Gamma_1}\sqrt{\Gamma_2} - (D_2 D_3 + D_1 D_4) < 0 \quad (\text{B.27})$$

$$\iff 2\sqrt{\Gamma_1}\sqrt{\Gamma_2} < D_2 D_3 \frac{D_1}{D_1} + D_1 D_4 \frac{D_2}{D_2} \quad (\text{B.28})$$

$$\iff 2\sqrt{\Gamma_1}\sqrt{\Gamma_2} < \Gamma_1 \frac{D_2}{D_1} + \Gamma_2 \frac{D_1}{D_2} \quad (\text{B.29})$$

$$\iff \left(\sqrt{\Gamma_1} \sqrt{\frac{D_2}{D_1}} - \sqrt{\Gamma_2} \sqrt{\frac{D_1}{D_2}} \right)^2 > 0 \quad (\text{B.30})$$

Nous avons utilisé les conditions $(f_u D_4 + g_v D_2)^2 - 4D_2 D_4 \det(J) < 0$ et $(f_u D_3 + g_v D_1)^2 - 4D_1 D_3 \det(J) < 0$ dans ce développement et réécrit le tout sous forme d'un carré parfait. La condition $A_2 > 0$ n'est donc pas satisfaite. Il est impossible de trouver une valeur de $\gamma \in \mathbb{R}_0^+$. Les instabilités ne sont donc pas non plus permises si les conditions (1. ii) et (2. ii) sur les coefficients de diffusion ne sont pas valables.

Annexe C

Partie numérique

Dans cette partie, nous expliquons quels codes implémentés avec le logiciel *Matlab* permettent de reproduire quelles images. Ces codes ne se trouvent pas en annexe mais seront envoyés par mail aux membres du jury du mémoire et peuvent être demandés en envoyant un mail à l'adresse suivante : planchon_gwendoline@hotmail.fr. Le dossier contenant les codes est composé de sous-dossiers portant les numéros des chapitres auxquels ils réfèrent. Nous allons donc détailler chapitre par chapitre les programmes et fonctions utilisés.

La fonction *Network.m* se trouvant à la racine du dossier permet de générer des matrices d'adjacence associées à des réseaux, selon la méthode de Watts-Strogatz. Rappelons que cette méthode est décrite dans la section 4.2 du chapitre 4. L'utilisateur peut choisir le nombre *nodes* de nœuds composant le réseau, la probabilités p (entre 0 et 1) de déplacer un lien et le degré k des nœuds. Dans les programmes utilisant des réseaux, des matrices d'adjacence associées ont été créées et peuvent tout à fait être modifiées par la création de nouvelles matrices à l'aide de la fonction *Network.m*.

C.1 Codes relatifs au chapitre 2 : Formation spatiale de motifs produits par la pigmentation dans un domaine continu

Le programme principal est intitulé *Pattern.m* et permet de reproduire les motifs décrits dans le chapitre 2. Il nécessite les fonctions :

- *Parametres.m* : fonction contenant tous les paramètres du modèle. C'est dans celle-ci qu'ils peuvent être modifiés. Les valeurs des paramètres s'y trouvant sont celles qui ont été utilisées pour créer la figure 2.3.
- *Ci.m* : fonction donnant les concentrations au temps initial $t = 0$ pour les espèces n et c en tout point de la grille.
- *Derivees.m* : fonction donnant les matrices définissant les discrétisations du laplacien et du gradient dans les directions x et y en tenant compte des conditions de bord de flux nul de Neumann. La méthode pour les créer est expliquée dans la sous-section C.1.1 traitant de l'approximation des dérivées.
- *Grille.m* : fonction déterminant l'évolution des concentrations des espèces n et c , utilisée pour intégrer le système.
- *Integration.m* : fonction permettant d'intégrer le système par la méthode de *Runge Kutta* à l'ordre 4, en utilisant les fonctions *Grille.m* et *Parametres.m*.

C.1.1 Approximation des laplaciens et des gradients en tenant compte des conditions de bord de flux nul de Neumann

Nous avons utilisé la méthode des lignes pour déterminer l'évolution spatiale d'une fonction u deux fois continûment différentiable, dépendant des variables temporelle et spatiales. Le domaine d'étude est

$$C = [0, L_x] \times [0, L_y] \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}$$

Nous discrétisons le domaine rectangulaire en $N_x \times N_y$ points, soient N_x points dans la direction horizontale x et N_y points dans la direction verticale y . Chaque nœud de ce maillage est dénoté par le couple d'indices (i, j) ($\forall i = 1, \dots, N_x$ et $\forall j = 1, \dots, N_y$). Nous utiliserons ensuite les différences centrales finies pour approximer les termes de diffusion et d'advection dans le système (P). Par la méthode des lignes,

$$u(x, y, t) = \{u_{i,j}^{(t)}\} \quad \forall t > 0$$

Les pas spatiaux dans les directions x et y sont h_x et h_y respectivement. Ils vérifient

$$\begin{aligned} h_x &= \frac{L_x}{N_x - 1} \\ h_y &= \frac{L_y}{N_y - 1} \end{aligned}$$

De cette manière, la position de chaque point (x_i, y_j) du maillage, $\forall i = 1, \dots, N_x$ et $\forall j = 1, \dots, N_y$, est déterminée par

$$x_i = h_x(i - 1) \quad (\text{C.1})$$

$$y_j = h_y(j - 1) \quad (\text{C.2})$$

Nous utilisons les différences centrées du premier ordre pour évaluer les gradients et les différences centrées du second ordre pour déterminer les laplaciens. Cependant, nous devons tenir compte des conditions de bord de Neumann, qui veulent que les dérivées aux bords du domaine soient nulles. Les gradients selon les directions x et y s'expriment comme

$$\begin{aligned} \forall i = 2, \dots, N_x - 1, \forall j = 1, \dots, N_y : \quad & \frac{\partial u}{\partial x}(i, j, t) = \frac{u_{i+1,j}^{(t)} - u_{i-1,j}^{(t)}}{2h_x} + O(h_x^2) \\ \forall i = 1, \dots, N_x, \forall j = 2, \dots, N_y - 1 : \quad & \frac{\partial u}{\partial y}(i, j, t) = \frac{u_{i,j+1}^{(t)} - u_{i,j-1}^{(t)}}{2h_y} + O(h_y^2) \end{aligned}$$

Sur les bords, nous allons imposer les conditions

$$\begin{aligned} \forall j = 1, \dots, N_y : \quad & \frac{\partial u}{\partial x}(1, j, t) = 0 \\ & \frac{\partial u}{\partial x}(N_x, j, t) = 0 \\ \forall i = 1, \dots, N_x : \quad & \frac{\partial u}{\partial y}(i, 1, t) = 0 \\ & \frac{\partial u}{\partial y}(i, N_y, t) = 0 \end{aligned} \quad (\text{C.3})$$

Les conditions de Neumann (C.3) propres à notre système impliquent que, pour les bords est et ouest ($\forall j = 1, \dots, N_y$),

$$\begin{aligned}
i = 1 : \quad \frac{\partial u}{\partial x}(1, j, t) = 0 &\Rightarrow u_{2,j}^{(t)} = u_{0,j}^{(t)} + O(h_x^2) \\
i = N_x : \quad \frac{\partial u}{\partial x}(N_x, j, t) = 0 &\Rightarrow u_{N_x+1,j}^{(t)} = u_{N_x-1,j}^{(t)} + O(h_x^2)
\end{aligned} \tag{C.4}$$

et que pour les bords nord et sud ($\forall i = 1, \dots, N_x$),

$$\begin{aligned}
j = 1 : \quad \frac{\partial u}{\partial y}(i, 1, t) = 0 &\Rightarrow u_{i,2}^{(t)} = u_{i,0}^{(t)} + O(h_y^2) \\
j = N_y : \quad \frac{\partial u}{\partial y}(i, N_y, t) = 0 &\Rightarrow u_{i,N_y+1}^{(t)} = u_{i,N_y-1}^{(t)} + O(h_y^2).
\end{aligned} \tag{C.5}$$

Bien évidemment, les points $u_{0,j}^{(t)}$, $u_{N_x+1,j}^{(t)}$, $u_{i,0}^{(t)}$ et $u_{i,N_y+1}^{(t)}$ n'existent pas ($\forall t > 0$, $\forall i = 1, \dots, N_x$ et $\forall j = 1, \dots, N_y$). Mais les définir permettra de les remplacer dans les expressions des laplaciens, quand ils sont calculés aux bords. Ces points sont appelés « points fantôme » en littérature. Les laplaciens s'expriment comme

$$\begin{aligned}
\forall i = 2, \dots, N_x - 1, \forall j = 1, \dots, N_y : \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(i, j, t) &= \frac{u_{i+1,j}^{(t)} - 2u_{i,j}^{(t)} + u_{i-1,j}^{(t)}}{h_x^2} + O(h_x^2) \\
\forall i = 1, \dots, N_x, \forall j = 2, \dots, N_y - 1 : \quad \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(i, j, t) &= \frac{u_{i,j+1}^{(t)} - 2u_{i,j}^{(t)} + u_{i,j-1}^{(t)}}{h_y^2} + O(h_y^2)
\end{aligned}$$

Aux bords est et ouest ($\forall j = 1, \dots, N_y$), en utilisant (C.4), les laplaciens deviennent

$$\begin{aligned}
i = 1 : \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(1, j, t) &= \frac{u_{2,j}^{(t)} - 2u_{1,j}^{(t)} + u_{0,j}^{(t)}}{h_x^2} + O(h_x^2) \\
&= \frac{2(u_{2,j}^{(t)} - u_{0,j}^{(t)})}{h_x^2} + O(h_x^2) \\
i = N_x : \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(N_x, j, t) &= \frac{u_{N_x+1,j}^{(t)} - 2u_{N_x,j}^{(t)} + u_{N_x-1,j}^{(t)}}{h_x^2} + O(h_x^2) \\
&= \frac{2(u_{N_x-1,j}^{(t)} - u_{N_x,j}^{(t)})}{h_x^2} + O(h_x^2)
\end{aligned}$$

Aux bords nord et sud ($\forall i = 1, \dots, N_x$), en utilisant la définition (C.5), ils s'expriment comme

$$\begin{aligned}
j = 1 : \quad \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(i, 1, t) &= \frac{u_{i,2}^{(t)} - 2u_{i,1}^{(t)} + u_{i,0}^{(t)}}{h_y^2} + O(h_y^2) \\
&= \frac{2(u_{i,2}^{(t)} - u_{i,0}^{(t)})}{h_y^2} + O(h_y^2) \\
j = N_y : \quad \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(N_y, j, t) &= \frac{u_{i,N_y+1}^{(t)} - 2u_{i,N_y}^{(t)} + u_{i,N_y-1}^{(t)}}{h_y^2} + O(h_y^2) \\
&= \frac{2(u_{i,N_y-1}^{(t)} - u_{i,N_y}^{(t)})}{h_y^2} + O(h_y^2).
\end{aligned}$$

La discrétisation du domaine rectangulaire nous a permis de transformer notre système d'équation aux dérivées partielles de base associé à des conditions de bord de Neumann en un système d'équation différentielle ordinaire (notée F) dont les coefficients dépendent du temps avec des conditions initiales. Le système est alors, $\forall i = 1, \dots, N_x$ et $\forall j = 1, \dots, N_y$,

$$\begin{cases} \frac{\partial u_{i,j}^{(t)}}{\partial t} = F(u_{i,j}^{(t)}) & \forall t > 0 \\ u_{i,j}^{(0)} = u_{i0,j0} \end{cases}$$

où $u_{i0,j0}$ sont les conditions initiales imposées à la fonction u , en tout point de la grille et au temps $t = 0$.

Pour résoudre ce dernier, nous avons utilisé une méthode d'intégration numérique explicite en temps : la méthode d'intégration de *Runge Kutta* à l'ordre 4.

C.1.2 Validation

Les codes relatifs à ce chapitre ont été testés sur une fonction dont la solution est connue, pour la partie diffusion. Nous avons considéré la diffusion d'une espèce u dans un domaine $C \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}$ tel que

$$C = [0, 2\pi] \times [0, 2\pi]$$

L'évolution de la concentration de l'espèce u au cours du temps est déterminée par l'équation différentielle partielle dépendant des coordonnées spatiales (x, y) et temporelle t suivante

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \nabla^2 u & \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \\ m \cdot \nabla u = 0 & \forall (x, y) \in \partial C, \forall t > 0 \end{cases} \quad (\text{C.6})$$

où m est la normale unitaire à la frontière du domaine C . Les conditions aux bords sont de Neumann.

Nous construisons une solution $u(x, y, t)$ de l'équation (C.6) telle que

$$u(x, y, t) = 3e^{-t} \cos(x) + 4e^{-4t} \cos(2y) \quad \forall (x, y) \in C, \forall t > 0 \quad (\text{C.7})$$

associée aux conditions initiales

$$u(x, y, 0) = 3 \cos(x) + 4 \cos(2y) \quad \forall (x, y) \in C$$

Remarquons que la solution proposée (C.7) respecte bien les conditions de bord de flux nulles. En effet, les dérivées partielles par rapport aux deux directions $(x$ et $y)$ sont, $\forall t > 0$,

$$\frac{\partial u}{\partial x}(x, y, t) = -3e^{-t} \sin(x) \quad (\text{C.8})$$

$$\frac{\partial u}{\partial y}(x, y, t) = -8e^{-4t} \sin(2y) \quad (\text{C.9})$$

et s'annulent bien aux bords $x = 0$, $x = 2\pi$, $y = 0$ et $y = 2\pi$.

Nous allons montrer que la solution calculée numériquement reste proche de la solution analytique dans deux cas, après 50 itérations de temps et pour 8 réalisations différentes. Tout d'abord, nous fixons les pas spatiaux à $h_x = h_y = 2^{-4}$ et nous faisons varier le pas temporel ($h_t = 2^{-12}, 2^{-13}, 2^{-14}, 2^{-15}, 2^{-16}$). Le graphe d'erreur se trouve à la figure C.1a. L'erreur est minimale reste de l'ordre de 10^{-15} , ce qui est proche de la précision machine. Ensuite, nous gardons le pas temporel h_t fixé à 2^{-14} et nous faisons varier les pas spatiaux, tout en les gardant égaux ($h_x = h_y = 2^{-2}, 2^{-3}, 2^{-4}, 2^{-5}$). Le second graphe d'erreur se trouve à la figure C.1b. Nous observons également que l'erreur est proche de la précision machine (de l'ordre de 10^{-14}).

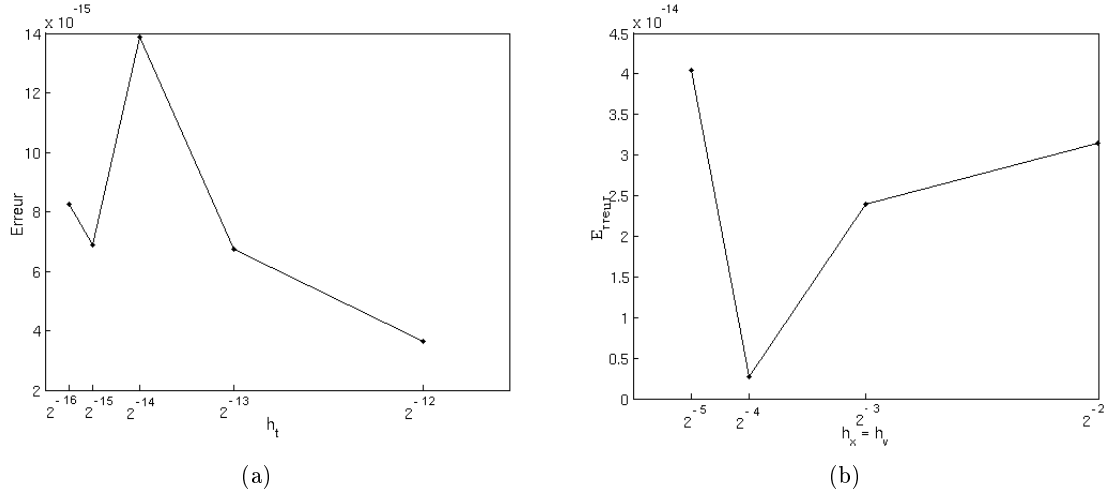


FIGURE C.1 – Erreur entre les solutions exacte et calculée numériquement pour u calculée par la norme L^2 (a) quand les pas spatiaux sont fixés égaux et que le pas temporel varie, (b) quand le pas temporel est fixé et que les pas spatiaux varient.

C.2 Code relatifs au chapitre 3 : Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un domaine continu

Dans ce chapitre, un seul code a été implémenté. Il porte le nom de *Relation-dispersion.m*. Il permet de tracer la zone des modes (k_x, k_y) admissibles, tels que $h(k_x, k_y) > 0$. Une figure est produite, mais celle-ci est construite différemment selon deux cas. Soit les 4 coefficients de diffusion D_1, D_2, D_3, D_4 sont non-nuls (diffusion dans toutes les directions pour chaque espèce), soit deux coefficients de diffusion sont nuls ($D_2 = D_3 = 0$), cas dans lequel chaque espèce diffuse dans une direction indépendante de l'autre.

Trois parties de codes sont à décommenter, tour à tour, pour produire respectivement les figures 3.1a, 3.2a et 3.3. Les deux premières figures montrent que l'ensemble des modes admissibles est fini et non-vidé, permettant aux instabilités de Turing de se développer. La troisième figure montre que l'ensemble des modes admissibles est infini et donc que les instabilités ne seront jamais engendrées. Ceci est un résultat se trouvant dans la sous-section 3.2.2. Les valeurs des paramètres $a, b, c, d, D_1, D_2, D_3$ et D_4 peuvent être modifiées pour effectuer d'autres tests.

C.3 Codes relatifs au chapitre 4 : Dynamiques de diffusion de deux espèces dans les réseaux

Trois programmes principaux permettent de reproduire les figures de la section 4.3.1, lorsque les espèces diffusent dans un réseau en dimension 1 :

- *Varier-ratio-diffusion.m* : programme permettant de tracer la relation de dispersion à partie réelle maximale continue et discrète en fonction du ratio des coefficients de diffusion des deux espèces. Les valeurs des paramètres a, b, c, d, D_u, D_v sont celles permettant de reproduire la figure 4.2 Il est possible de les changer pour d'autres tests.
- *Relation-dispersion.m* : programme permettant de tracer la relation de dispersion à partie réelle

maximale en fonction des valeurs propres de la matrice laplacienne associée à la matrice d'adjacence du réseau. Les valeurs des paramètres a, b, c, d, D_u, D_v sont celles permettant de reproduire la figure 4.3a. Il est possible de changer ces valeurs dans ce code pour d'autres tests.

- *Solve.m* : programme permettant d'intégrer le système (4.10) et de donner l'évolution temporelle des concentrations des espèces u et v au cours du temps. Les valeurs des paramètres a, b, c, d, D_u, D_v sont celles permettant de reproduire la figure 4.3b. Il est possible de les changer dans le code pour d'autres tests. Ce code nécessite l'appel de deux fonctions :
 - *Evolution-Mimura-nakao.m* : fonction déterminant l'évolution des concentrations de u et de v .
 - *Integration-Mimura-RK4.m* : fonction permettant d'intégrer le système, utilisant la fonction *Evolution-Mimura-nakao.m*, par la méthode de *Runge Kutta* à l'ordre 4.

Trois programmes principaux permettent de reproduire les figures de la section 4.3.2, lorsque que les espèces diffusent dans un réseau en dimension 2 selon deux directions indépendantes :

- *Variation-b-c.m* : programme permettant de déterminer la région des couples de paramètres (b, c) du modèle de Mimura-Murray engendrant des instabilités de Turing, pour les paramètres a et d constants. Deux parties de codes peuvent être décommentées, permettant de reproduire les figures 4.5a et 4.12a.
- *Couches-separees.m* : programme permettant de tracer la relation de dispersion continue et discrète, c'est-à-dire en fonction des valeurs propres des laplaciens associés aux matrices d'adjacence déterminant les connexions horizontales et verticales symétriques. Les valeurs des paramètres $a, b, c, d, D_1, D_2, D_3$ et D_4 permettent de reproduire les figures 4.9a et 4.9b, mais celles-ci peuvent être changées.
- *Relation-dispersion.m* : programme permettant de tracer la relation de dispersion à partie réelle maximale en fonction des valeurs propres des matrices laplaciennes associées aux matrices d'adjacence déterminant les connexions verticales et horizontales. Les valeurs des paramètres $a, b, c, d, D_1, D_2, D_3$ et D_4 peuvent être modifiées pour tester d'autres résultats.
- *Solve.m* : programme permettant d'intégrer le système (4.21) et de donner l'évolution temporelle des concentrations des espèces u et v au cours du temps. Ce code nécessite l'appel de deux fonctions :
 - *Evol.m* : fonction déterminant l'évolution des concentrations de u et de v .
 - *Integr-RK4.m* : fonction permettant d'intégrer le système, utilisant la fonction *Evol.m*, par la méthode de *Runge Kutta* à l'ordre 4.

Les valeurs des paramètres $a, b, c, d, D_1, D_2, D_3$ et D_4 peuvent être modifiées pour tester d'autres résultats.

Dans les fonctions *Relation-dispersion.m* et *Solve.m*, deux parties de code peuvent être décommentées, tour à tour, afin d'avoir les paramètres pour être dans le cas où les instabilités de Turing sont possibles (équilibre homogène stable et équilibre spatial instable, reproduction des figures 4.6b, 4.6c et 4.6d) ou dans le cas stable (équilibres homogène et spatial stables, reproduction des figure 4.11b, 4.11c et 4.11d).

C.4 Codes relatifs au chapitre 5 : Dynamiques de diffusion de deux espèces dans un réseau de type multiplex

Trois programmes principaux et trois fonctions ont été implémentés pour produire les figures relatives à la théorie sur les multiplex :

- *Couches-separees.m* : programme permettant de tracer la relation de dispersion continue et discrète, c'est-à-dire en fonction des valeurs propres du laplacien associé au réseau de la couche considérée, si les niveaux sont étudiés séparément (pas de liens diffusifs entre eux). Les valeurs des paramètres $a, b, c, d, D_u^1, D_u^2, D_v^1$ et D_v^2 permettent de reproduire les figures 5.2a et 5.2b, mais celles-ci peuvent être changées.
- *Rel-disp-extention-epsilon.m* : programme permettant de tracer le graphe des relations de dispersion à partie réelle maximale associées système couplé en fonction du coefficient de diffusion intra-couche de l'espèce v . Elles sont calculées numériquement et à l'aide de l'analyse perturbatrice. Le programme nécessite l'appel d'une fonction :
- *Jacobiennes.m* : fonction donnant les jacobiniennes des systèmes homogène et spatial.

Les valeurs des paramètres $a, b, c, d, D_u^1, D_u^2, D_v^1$ et D_v^2 permettent de reproduire la figure 5.4. Encore une fois, celles-ci peuvent être modifiées dans le code.

- *Solve-2-couches.m* : programme permettant d'intégrer le système (5.2) et de donner l'évolution temporelle des concentrations des espèces u et v sur chaque couche au cours du temps. Dans ce code, des paramètres sont à décommenter pour suivre l'évolution des concentrations des espèces u et v au cours du temps dans le cas où le coefficient D_v^{12} entre les couches pour l'espèce v est trop faible pour engendrer des instabilités de Turing ($D_v^{12} = 0.2$, permettant de reproduire la figure 5.6) ou quand il est suffisamment grand pour les développer ($D_v^{12} = 0.4$, permettant de reproduire la figure 5.7). Ce code nécessite l'appel de deux fonctions :
- *Evol-2-couches.m* : fonction déterminant l'évolution des concentrations de u et de v .
- *Integration-2-couches.m* : fonction permettant d'intégrer le système, utilisant la fonction *Evol-2-couches.m*, par la méthode de *Runge Kutta* à l'ordre 4.